АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXXI

6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1946 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОРГАН ВСЕРОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ОТВ. РЕДАКТОР *В. Н. СУКАЧЕВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *Е. М. ЛАВРЕНКО*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXXI

6

И З Д А Т Е Л Ь С Т В О   А К А Д Е М И И   Н А У К   С С С Р
МОСКВА   1 9 4 6   ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Акад. *В. Н. СУКАЧЕВ*, **акад.** *Н. А. МАКСИМОВ*, **чл.-корр.** АН СССР *Б. К. ШИШКИН*, *Л. И. КУРСАНОВ*, **чл.-корр.** АН СССР *Е. М. ЛАВРЕНКО*, *В. П. САВИЧ*, *В. Б. СОЧАВА*, **действ. чл.** АН УССР *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ*, *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*



Б. Шишкин

Зак. 4100. Ботанический журнал, № 6, 1946

К 60-ЛЕТИЮ Б. К. ШИШКИНА

В текущем году исполнилось 60 лет со дня рождения крупнейшего советского флориста и систематика, члена-корреспондента Академии Наук СССР Бориса Константиновича Шишкина, вице-президента Всероссийского Ботанического общества, члена редакционной коллегии нашего журнала, директора Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова Академии Наук СССР.

Б. К. Шишкин родился 20 апреля (нов. ст.) 1886 г. в слободе Кукарке Вятской губ. (ныне г. Советск, Кировской обл.). В 1911 г. закончил медицинский факультет Томского университета. Однако всю свою жизнь Б. К. посвятил деятельности в области любимой им науки — ботаники, и только во время первой мировой войны работал военным врачом на Кавказском фронте. Но и в условиях войны Б. К. не прекращал своих исследований по флоре Кавказа и сопредельных стран.

В научной деятельности Б. К. можно наметить четыре периода.

Первый период научной деятельности Б. К. связан с Томском, где в то время работал такой энтузиаст исследования флоры Западной Сибири, как П. Н. Крылов, бывший в значительной степени учителем Б. К. Еще студентом Б. К. совершил в 1907 г. свою первую поездку с лимнологической целью на озеро Широ в б. Минусинском уезде Енисейской губ.

В 1908 и 1909 гг. Б. К. работал в Урянхайском крае (теперь Тувинская автономная обл.). В результате исследований появилась в 1909 г. первая научная работа Б. К. — „Материалы к флоре Урянхайской земли". Позже в 1914 г. была опубликована весьма обстоятельная работа Б. К. — „Очерки Урянхайского края".

С 1912 г. Б. К. принимал участие, совместно с известным томским ботаником проф. В. В. Сапожниковым, в ботанических экспедициях по заданию б. Переселенческого управления: в 1912 — в Александровском (Киргизском) хребте и в центральном Тянь-шане; в 1913 г. — на озере Балхаш и в Центральном Тянь-шане, с маршрутом в Синь-Цзяне (до г. Кашгара); в 1914 г. — — Тарбагатай, Саур, Черный Иртыш.

Во время первой мировой войны Б. К. был призван врачом в действующую армию, был направлен на Кавказский фронт, но вскоре был отозван из армии для участия в ботанической экспедиции проф. Сапожникова в Турецкую Армению.

Так начался второй — кавказский период его работы. В 1915 г. он экскурсировал в окрестностях г. Еревана и Ново-Баязета; в 1916 г. — в Турецкой Армении (район оз. Ван, Муш, Битлис и др.); в 1917 г. — в Турецком Лази-

стане (Ризе, Понтийский хребет, Трапезунд, Ош, Фола), откуда он вывез очень ценные ботанические коллекции, послужившие материалом для ряда публикаций, из которых упомянем известную работу Б. К. — „Ботанико-географический очерк Приморского склона Понтийского хребта" (1930).

После окончания войны Б. К. ряд лет работал на Кавказе, в известном Кавказском музее. Он совершил многочисленные ботанические экспедиции по Кавказу, в 1918 г. — Палеостом и окр. Кутаиси; в 1919 г. — окр. Сурама; в 1920—1921 г. — Боржоми и Бакурианский район; в 1922 г. — б. Бакинская и Ганджинская губ.; в 1923 г. — Нагорная Мингрелия. В Тифлисе Б. К. был энергичным участником ряда важных для познания флоры Кавказа изданий — „Флоры Тбилиси", т. I (совместно с А. А. Гроссгеймом и Д. И. Сосновским) и гербария флоры Кавказа и сопредельных стран — „Plantae orientales exsiccatae" (1924—1928 гг., совместно с А. А. Гроссгеймом).

В Тифлисе, помимо научной деятельности, Б. К. вел большую педагогическую работу в Тифлисском Народном университете, в Закавказском Коммунистическом университете и в Тифлисском Политехническом институте.

В 1925 Б. К. возвращается в Томск, где он был избран на кафедру ботаники Томского университета, на которой состоял профессором до 1930 г. Начинается третий период деятельности Б. К. (второй томский). В Томске он принимает деятельное участие в составлении „Флоры Западной Сибири", предпринятой П. Н. Крыловым. Издание это закончено под редакцией Б. К. только в 1946 г., т. е. через 20 лет после начала и почти через 15 лет после смерти П. Н. Крылова (умер в 1931 г.). Таким образом одна из лучших региональных флор СССР, какой является „Флора Западной Сибири", в значительной мере выполнена Б. К. и почти вся целиком им проредактирована, во всяком случае в таксономической части. В 1928 г. Б. К. побывал в Западной Европе, где работал в основных гербариях Германии, Швейцарии и Франции; он посетил также Северную Африку (Алжир).

В 1930 г., по приглашению В. Л. Комарова, Б. К. занял должность старшего ботаника Ботанического музея Академии Наук СССР. После слияния Ботанического музея с Главным Ботаническим садом Б. К. был назначен на должность старшего ботаника — заместителя акад. В. Л. Комарова по заведыванию Отделом систематики и географии растений, возникшего в результате этого слияния Ботанического института Академии Наук СССР. Таким образом начался четвертый — ленинградский период научной деятельности Б. К.

С 1938 г. Б. К. состоит директором Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова АН СССР.

В 1934 г. Б. К. присуждается ученая степень доктора биологических наук honoris causa. В 1943 г. Б. К. избран членом-корреспондентом Академии Наук СССР.

В Ленинграде с 1936 г. по 1941 г. Б. К. состоял профессором при кафедре систематики растений Ленинградского ордена Ленина Государственного университета.

В Ленинграде широко развернулась научная деятельность Б. К. как флориста и систематика. Б. К. является одним из основных организаторов, редакторов и авторов „Флоры СССР", одного из наиболее замечательных науч-

ных изданий, выходящих в СССР. Вскоре после возникновения этого издания Б. К. стал заместителем его главного редактора — акад. В. Л. Комарова, а с 1946 г., после смерти В. Л. Комарова, главным редактором „Флоры СССР". Б. К., кроме того, закончил издание известной „Флоры Юго Востока".

Б. К. опубликовано свыше 150 научных работ.[1] Б. К. принадлежит к числу наиболее выдающихся ботаников-флористов и систематиков СССР. Большинство представителей этой специальности у нас ограничивается знанием флоры какой-либо одной части СССР. В лице Б. К. мы видим ученого, владеющего знанием флоры самых различных частей СССР — Сибири, Средней Азии, Кавказа, Европейской части СССР и т. д. Б. К. является выдающимся знатоком таких трудных групп покрытосеменных, как *Caryophyllaceae*, *Umbelliferae*, *Compositae* (род *Taraxacum*). Во „Флоре СССР" (т. VI) опубликована монументальная монография Б. К., посвященная сем. *Caryophyllaceae* флоры СССР. Б. К. описал около 200 новых видов, что одно уже свидетельствует о тонкости его анализа систематического материала. Ряд работ Б. К. посвящен вопросам ботанической географии, популяризации ботанических знаний и т. д. В настоящий момент Б. К. работает над вопросами филогенетической систематики покрытосеменных растений.

Б. К. вел и ведет очень большую работу по редактированию многочисленных ботанических изданий: журнала „Советская ботаника", главным редактором которого он является, „Трудов Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова Академии Наук СССР, сер. I — Флора и систематика", „Ботанических материалов Гербария Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова АН СССР", „Систематических заметок по материалам Гербария им. П. Н. Крылова при Томском Государственном университете им. В. В. Куйбышева" и т. д.

Б. К. — один из организаторов Казахского филиала АН СССР (ныне Академия Наук Казахской ССР), руководителем ботанического сектора которого он был с 1932 по 1936 г. Б. К. принимал участие также в организации Западно-Сибирского филиала и Молдавской базы АН СССР.

Научная деятельность Б. К. высоко оценена Советским Правительством: он награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени, медалями „За оборону Ленинграда" и „За доблестный труд в Великой Отечественной войне".

Необходимо отметить личные качества Б. К. как товарища по работе: его мягкость, доброжелательность и отзывчивость к нуждам сотрудников и вообще товарищее по работе, всегдашнее желание поделиться своими знаниями.

Горячо желаем дорогому юбиляру еще многих лет жизни и работы на пользу нашей советской науки.

Редакция.

---

[1] Полный список работ Б. К. помещен в журнале „Советская ботаника", 1946, № 5.

Б. К. Шишкин

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА FERULAGO KOCH

(Получено 28 VIII 1946)

При обработке для „Флоры СССР“ рода *Ferulago* Koch были выяснены некоторые новые факты, которые приводятся ниже.

Как известно, род *Ferulago* был установлен Кохом в 1824 г. и позднее признан, как особый род, большинством систематиков и флористов. В настоящее время в состав рода входят более 50 видов, распространенных в пределах Средиземноморской флористической области, преимущественно в ее восточной части. Из этого рода Ледебуру (Fl. rossica II, p. 298—299) в пределах России было известно всего лишь три вида: *F. silvatica* (Bess.) Rchb., *F. sulcata* (Desf.) Ldb., *F. setifolia* Koch.

При критическом пересмотре материала, хранящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР, оказалось, что на территории СССР произрастают 6 видов и один вид, встречающийся у южных границ Закавказья, в дальнейшем может быть обнаружен и в пределах СССР.

Из приводимых ниже 7 видов нами вновь описываются 4 вида: 1) *F. taurica*, 2) *F. daghestanica*, 3) *F. latiloba* и 4) *F. turcomanica*. Три первых вида весьма близки к *F. nodiflora* (L.) Koch и составляют с ним один ряд (Macrophyllae Schischk.). некогда один вид, но, вследствие наступившей дизъюнкции, образовавший 3 весьма близких вида. Что касается *F. turcomanica* Schischk., то этот вид принадлежит к секции *Anisotaenia* Boiss., представители которой встречаются лишь в восточной части Средиземноморской области (крайним западным пунктом распространения видов секции *Anisotaenia* является остров Крит).

Виды рода *Ferulago* Koch приурочены к разреженным лесам, зарослям кустарников и к степям. По строению своих плодов род *Ferulago* весьма близок к роду *Peucedanum* и *Ferula*. Хотя палеоботаника не дает никаких указаний относительно времени возникновения указанных родов, но принимая во внимание, что некоторые представители рода *Peucedanum* обитают в весьма древних горно-лесных провинциях и цветки у большинства представителей этого рода обоеполые, тогда как роды *Ferula* и *Ferulago* встречаются по преимуществу в более аридных условиях в пределах средиземноморской флористической области, и цветки у них разнородные, — напрашивается предположение считать род *Peucedanum* возможным предком как рода *Ferula*, так и *Ferulago*.

Секция I. Euferulago Boiss. Fl. or. II (1872) 996

Ряд 1. *Macrophyllae* Schischk. Спинные ребра нитевидные. Прикорневые листья широко-треугольные или яйцевидно-продолговатые, 7—45 см ширины.

1. **F. campestris** (Bess.) Grecescu, Conspect. Flor. Romanei (1898) 252. — *Ferula campestris* Bess. Enum. Pl. Volhyn. (1822) 44. — *F. nodiflora* M. B. Fl. taur.-cauc. I, 220 non L. (1753) nec Scop. (1772). — *F. Ferulago* Schmalh. Фл. Средн. и Южн. России I, 405 non L. — *Ferulago sulcata* Ledb. Fl. Ross. II (1844) 299 pl. cauc. excl. non *Ferula sulcata* Desf. — *Ferulago galbanifera* Boiss. Fl. or. II, 997 ex parte, non *Ferula galbanifera* Mill. (1768).

В разреженных лесах, в кустарниках, в степях, изредка на каменистых склонах. — Европ. ч.: Верх.-Днестр., Бесс., Верх.-Днепр., Нижн.-Дон., Нижн.-Волж. (Астрахань, Элиста); Кавказ: Предкавк. Общ. распр.: Балк., Ср. Евр. Описан с Волыни. Паратип в Ленинграде.

Прим. Один из наиболее широко распространенных в СССР видов рода *Ferulago*. В гербариях СССР этот вид чаще всего определялся как *Ferulago nodiflora* (L.) Koch. Но *F. nodiflora* была описана Линнеем под наименованием *Ferula nodiflora* из Истрии и позднее приведена в Fl. carniolica Scopoli в 1772 г. ed. 2. Boissier во Flora orientalis II, 997 принимает для этого растения наименование *Ferulago galbanifera* Koch, основанное на *Ferula galbanifera*, виде, установленном Miller'ом (1768 г.) для растения из Сицилии и Италии (Hort. Clifford.). Повидимому, описание, даваемое Boissier, относится к ряду видов (*F. campestris* Bess., *F. taurica* Schischk. и *F. daghestanica* Schischk.).

Еще в 1898 г. Grecescu восстановил забытый вид, описанный в 1822 г. Бессером под наименованием *Ferulago campestris* (Bess.) Grecescu. Мы присоединяемся к мнению Бессера, что произрастающее в пределах юго-запада СССР растение является особым видом.

2. **Ferulago daghestanica** Schischk. sp. nova.

Perennis; caulis 30—70 cm longus, vix costatus, glaber, superne vel fere a basi ramosus; folia radicalia ambitu ovato-oblonga, 30—40 cm longa et 7—8 cm lata, pluries pinnatim partita, petiolis laminae subaequilongis; lobi ultimi anguste lineares, 5—10 mm longi et 0.5 mm lati, marginibus revoluti, breviter apiculati. Umbelia centralis vulgo major, quam ceterae, in diametro 7 cm, rami superiores umbellam centralem multo superantes; radii in numero 7—10, glabri, foliola involucri 5—7, ovato-lanceolata, acuta, deflexa; umbellulae sub 12-radiatae; foliola involucelli 5, lanceolata, acuta sursum vergentia; dentes calycini vix conspicui, petala subrotundata, in sicco brunnescentia; fructus late ovatus 8—9 mm longus et 7—8 mm latus, juga mericarpii filiformia tres, marginalia applanata.

Typus: Prov. Daghestan, ad viam inter opp. Machacz-kala (ol. Petrovsk) et pag. Alty-bujun. 1 VII 1897 fl. et fr. juven. Leg. Th. Alexeenko; in herb. Inst. bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Specimina examinata: Czir-jurt, 4 VII 1891 fl. V. Lipsky; ibidem 1 IX 1895 fr. V. Lipsky; Machacz-kala (ol. Petrovsk). 2 VII 1891 fl. V. Lipsky; Tarki, 23 VI 1894 leg O. et B. Fedtschenko.

Habitu valde appropinquat ad *F. campestrem* (Bess.) Grecescu, sed fructibus ellipticis, 8—9 mm longis et 7—8 mm latis (nec oblongo ovatis 12—20 mm longis et 7—9 mm latis) statim dignosciiur.

3. **Ferulago taurica** Schischk. sp. nova.

Perennis; radix crassa, in diametro 1—1.5 cm, caulis erectus, superne ramosus, cum foliis glaber, 30—100 cm longus; folia radicalia longe petiolata, laminis 20—50 cm longis et 15—20 cm latis, multoties pinnatim partita, lobi ultimi anguste lineares, rite brevissimi, 2,5—6 mm longi, apice mucrone brevi muniti. Umbella centralis 10—22 radiata, radiis glaberrimis, diametro 20—12 cm, umbellae laterales, verticillatim dispositae, minores; foliola involucri 5—12 late linearia vel oblonga, acuminata, deflexa; umbellulae 7—15 mm in diametro, radiis 10—12 inaequalibus; involucelli foliola 5—6, lanceolata acuta,

erecta vel deflexa, fructus ovati 12—15 mm longi et 7—8 mm lati, jugis tribus medianis crassiusculis et lateralibus angustis applanatis.

Typus: In declivio meridionali jugi Ab-Dugi prope opp. Aluschta, fl. 9 VII 1927, H. Poplavska; fr. 29 VIII 1927. N. Troitzky.
Specimina examinata: In loco Uczan-su prope opp. Jalta, fl. 6 VII 1852, Czugaevicz; ibidem, fr. juven. 20 VIII 1903, K. Golde; ibidem, fr. mat. 25 IX 1903, K. Golde; Merdvenj fl. 20 VI 1898 et fr. juven. 26 VII 1901, K. Golde; in montibus supra Nikita, ad rupes in silva, fol. 8 VI 1929, S. Stankov et A. Pegova; Kikineiz, fl. 22 VI 1902, K. Golde; Prope Magaracz, in silvis Ch. Steven; Laspi, in rupestribus fl. 16 VI 1907, A. Krystofovicz; Ai-Petri, in fageto apud rupes, fl. 2 VII 1919, S. Stankov; Baty-Liman ad orientem ab promontorio Aja, in juniperetis, fol. 27.V.1929, S. Stankov et A. Pegova; in viciniis opp. Sebastopolis fl. 20—25 VI 1889 S. Korshinsky; in ripa calcarea maris prope promontorium Fiolent, fr. juven. 24 VII 1895, Th. Alexeenko; in rupibus ad fl. Alaczuk alab. 25 V 1924, S. Dsewanowski; Maschak, in pratis, fr. juven. S, Dsewanowski; Koktebel, fr. 28 VIII 1907 W. Tranzsche; in steppa prope Tokai, fl. 12 VI 1923, id.; in declivio montis Durly, fr. juven. 27 VII 1907, J. Vankov; Staryi Krym in planitie lapidosa in monte Bolschoi Agarmysch tr. juven. 17 VIII 1927, T. Tzyrina; supra Balan-kosch, in silva, fl. 1 VII 1917, S. Stankov; prope coloniam Neusatz (olim) fl. 22 VI 1837; Karasubasar, in collibus cretaceis prope praedium Burulcza fl. et fr. juven, 27 VI 1900, A. Callier; mons Kubalacz, in pratis silvaticis ad pagum Ortolji, fl. 25 VI 1929, V. Vassiljev; in viciniis opp. Simpheropolis, fl. 13 VI 1893; ibidem, fl. 20 VI 1914, V. Andreev; prope pagum Boczaly, in steppa fr. 23 VIII 1895, B. Levandovsky; peninsula Tarchankut. In clivibus in loco Dyssjangul, fr. 5 VIII 1935, N. Dsens-Litowska; ad occidentem ab Otlesch, fr. juven. 4 VII 1935, N. Dsens-Litowska; in divortio Toka, in steppis graminosis, fl. 3 VII 1936, N. Dsens-Litowska; ad viam prope Kunan fl. 12 VI 1923, S. Dsewanowski; inter Karadsha et Kunan, fr. 23 VIII 1927, N. Troitzky.

Nostra species affinis est *F. campestri* (Besser) Grec., sed lobis ultimis valde abbreviatis, 2.5—7 mm lantum longis (nec 7—12 mm), statim dignoscitur.

4. **Ferulago latiloba** Schischk. sp. nova.

Perennis; caulis ad 1 m altus, rotundus, in diametro 7—8 mm, costis numerosis prominentibus, glaber; folia multoties pinnatim dissecta, radicalia ambitu late triangularia, ad 35 cm longa et 40 cm lata, petiolis 12 cm longis, lobi ultimi lanceolati vel ovato lanceolati, marginibus deorsum revolutis, vix glaucescentes, 3—6 mm longi et 1.5—1.8 mm lati, breviter apiculati; folia caulina minora, inferiora longe petiolata, superiora sessilia; ramuli vel solitarii, vel bini, vel numerosi, verticillatim dispositi, breves, basi folio ovato-lanceolato integro vel dentato, foliolo simili, sed majore instructi. Umbella centralis verticillo ramulorum, eam multo superantium et umbellas minores gerentium cincta. Foliola involucri 7—8, ovata vel lanceolata, acuta, integra, patula vel deflexa; radii inaequales, glaberrimi, angulati; umbellulae diametro 12 mm radiis inaequalibus, foliola involucelli ovato lanceolata, longe acuminata, radiis subaequalia; petala subrotundata, albido brunnescentia; fructus ignotus.

Typus: Turcia. In abruptis prope oppidum Artvin, fl. 9 VIII 1911, G. Voronov; in herb. Inst. bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Valde appropinquat ad *F. campestrem* (Bess.) Grec. et *F. daghestanicam* Schischk., sed ab utraque foliolis involucelli longe acuminatis (nec breviter acutis) distinguitur.

Ряд 2. *Setifoliae* Schischk. Спинные ребра толстоватые, губчатые. Доли листьев щетиновидные.

5. **Ferulago setifolia** C. Koch in Linnaea XVI (1842) 358; Ldb. Fl. Ross. II, 299; Boiss. Fl. or. II, 999. — *Lophosciadium setifolium* C. Koch in Linnaea XIX (1846) 39. — *Ferulago oxyptera* Boiss. in Ann. sc. nat. ser. III. 1 (1844) 320.

В светлых лесах, кустарниках, по лесным опушкам до выс. 2000 м. Кавказ: Вост. и Южн. Закавк. Общ. распр.: Арм.-Курд. (Карс, Эрзерум, Ольты, Артвин). Описан из Карабаха. Тип в Берлине (?).

Ряд 3. *Silvaticae*. Спинные ребра ± толстоватые, губчатые; доли листьев линейные.

6. *Ferulago* **silvatica** (Bess.) Rchb. Pl. crit. IV (1826), fig. 371; Ldb. Fl. Ross. II, 298.—*Ferula silvatica* Bess. Enum. pl. Volhyn. (1822) 44; Шмальг. Фл. средн. и южн. Росс. I, 405.

На лугах и в разреженных лесах. Европ. ч.: Бесс., Верх.-Днестр. Общ. распр.: Румыния. Описан с Волыни. Паратип в Ленинграде.

Секция II. Anisotaenia Boiss. Fl. or. II (1872) 997.

Представители секции свойственны исключительно восточной части средиземноморской области. Наиболее западным пунктом для представителей этой секции является остров Крит [*F. thyrsiflora* (Sibth. et Sm.) Koch]. В пределах СССР встречается только один вид — *F. turcomanica* Schischk., описываемый ниже.

7. **Ferulago turcomanica** Schischk. sp. nova.

Perennis; radix ad 4 cm crassa, collo residuis brevibus atro-brunneis foliorum emortuorum tecto, caulis superne vel a medio ramosus, ramis alternis vel oppositis, tenuiter sulcatus, glaucescens, in parte inferiore brevissime velutinus vel subglaber, in parte superiore glaberrimus, 70—130 cm altus; folia scabridula ambitu late ovata, 40—50 cm longa et 20 cm lata, petiolis non longis, pluries pinnatifida, lobis ultimis linearibus, planiusculis, marginibus involutis, 0.5—1.5 cm longis et 1 mm latis; folia suprema ad vaginam reducta. Umbellae 7—14 radiatae, radiis glabris inaequilongis, diametro 3—4 cm, foliola involucri et involucelli 5—9, ovata, acuminata brevissime puberula, deflexa; calycis margo obsoletus; petala luteolc-viridia; fructus late ovatus, 7—8.5 mm longus, ad 4.5 mm latus, mericarpia jugis 3 dorsalibus vix prominulis, lateralibus obsoletis in marginem ad 1 mm dilatatum abeuntibus.

Typus: Turcomania. In viciniis pagi Germab, in clivis lapidosis ad ripam fl. Germab. 2 VIII 1931 fl. Leg. I. A. Linczevski; in Herb. Inst. bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Specimina examinata: Inter Germab et Geok-Tepe. 6 VII 1916 fl. Leg. V. A. Dubjansky; montes prope urbem Aschchabad, in detriticis. 27 VI 1897 fl. et 21 IX 1897 fr. Leg. D. I. Litvinov; in ditione Bacharden, mons Czisch-tapa. 1 IX 1934 fr. A. G. Borissova; Kopet-dagh. Fauces Sundukli 26 V 1925 fol. Leg. B. A. Fedtschenko, V. S. Massagetov et E. G. Bobrov.

Nostra species appropinquat ad *F. angulatam* (Schlecht.) Boiss., sed caulibus in parte inferiore velutinis (nec glaberrimis), foliis scabridulis (nec glabris) et lobis ultimis foliorum applanatis (nec cylindricis) longe distat.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ В СССР ВИДОВ РОДА *FERULAGO* KOCH

1. Стебель внизу очень коротко бархатисто-опушенный, листья шероховато-волосистые . . . . **F. turcomanica** Schischk.
+ Стебель и листья голые 2
2. Спинные ребра мерикарпиев толстоватые, прикорневые листья в общем очертании ланцетовидные или ланцетовидно-яйцевидные, 2—4.5 (7) см шир. 3
+ Спинные ребра мерикарпиев нитевидные, прикорневые листья широко треугольные или яйцевидные, 10—45 см шир. 4

3. Доли последнего порядка щетиновидные, 5—12 мм дл.; листочки обверточки косо вверх направленные, мелкие, спинные ребра узко крылатые . . . .
F. setifolia C. Koch

Доли последнего порядка линейные, остисто заостренные, 3—5 (7) мм дл.; листочки обверточки обыкновенно отогнуты вниз и достигают $^1/_2$ или $^2/_3$ длины лучей зонтичка, спинные ребра нитевидные . . . .
F. silvatica (Bess.) Rchb.

4. Листочки обверточки длинно заостренные, почти равные лучам зонтичка (Артвин) . . . .
F. latiloba Schischk.

* Листочки обверточки без длинного заострения, обыкновенно короче лучей зонтичка 5

5. Доли последнего порядка короткие, 2.5—6 мм дл. . . . .
F. taurica Schischk.

* Доли последнего порядка 6—12 мм дл. 6

6. Плод продолговато-обратнояйцевидный, 12—20 мм дл. и 7—9 мм шир. (юг Европ. части СССР) . . . .
F. campestris (Bess.) Grec.

* Плод почти округлый, 8—9 мм дл. и 7—8 мм шир. (Дагестан) . .
F. daghestanica Schischk.

Академия Наук СССР
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Ленинград

В. Г. Александров и О. Г. Александрова

ОБ АНТИПОДАХ И ЗАРОДЫШЕВОМ МЕШКЕ

С 6 рисунками

(Получено 10 V 1946)

Известно, что антиподы зародышевого мешка злаков вообще отличаются своей величиной и прекрасно выражены. Еще Гофмейстер (Hofmeister, 1849) отметил этот факт на примерах *Secale montanum*, *Sorghum bicolor* и *Zea Mays*. Гофмейстер также показал существование резкой разницы в морфологии антипод *Secale*, как представителя *Hordeeae*, с одной стороны, и *Sorghum* (триба *Andropogoneae*) с *Zea* (*Maydeae*) с другой. Антиподы последних двух триб формируются в узком конце зародышевого мешка, расположенном против микропилярного района с яйцевым аппаратом, оставаясь там во все время своего существования. Антиподы *Hordeeae*, наоборот, вскоре по возникновении переходят из места расположения против микропилярного конца зародышевого мешка в район, где нуцеллюс примыкает к халазе, с присущей последней проводящей тканью. Кроме того, антиподы сорго и маиса отделяются от зародышевого мешка своими оболочками и вследствие этого переходят в состояние клеточных образований, расположенных вне зародышевого мешка. Антиподы же типа *Hordeeae* все время своего существования находятся внутри полости „зародышевого мешка", т. е. не выделяются из системы комплекса составляющих нормальный зародышевый мешок элементов. Тесное срастание антипод с тканью нуцеллюса, непосредственно примыкающей к месту расположения халазы, с полной отчетливостью изобразил Вестермайер (Westermaier, 1890) на примере *Hordeum sativum distichum*. Из его рисунка ясно видно, что у зародышевого мешка ячменя своя собственная оболочка отсутствует. Последнее обстоятельство, т. е. наличие оболочки у зародышевых мешков злаков группы триб *Paniceae*, *Andropogoneae* и *Maydeae* и отсутствие этой оболочки у *Hordeeae* является одним из существеннейших различий в их истории развития.

Насколько нам известно, после Вестермайера в литературе нет указаний на своеобразие организации вполне зрелого зародышевого мешка *Hordeeae*. Да и сам Вестермайер ничего об этом не пишет, ограничиваясь лишь рисунком. Его внимание было обращено на решение ряда вопросов о физиологической и морфологической сущности антипод.

Однако, по нашему мнению, для общей морфологии и выработки понятия, что представляет собой зародышевый мешок, рассмотрение случаев, когда у этого образования отсутствует оболочка, имеет немаловажное значение. Можно полагать, что каждая черта, каждая особенность структуры и морфологии образования, в котором получает начало новый организм, проявляют свое влияние на развитие организма и в особенности — на молодую стадию его.

В наших многолетних исследованиях над культурными злаками из трибы *Hordeeae* и их зародышевыми мешками, мы обратили внимание на исчезно-

вение в зрелых зародышевых мешках оболочек. В особенности показательно это явление обнаруживается на пшеницах. Поэтому для демонстрации его мы, в настоящем исследовании, остановимся на пшеницах.

Были исследованы молодые завязи двух пшениц: 1) одного из сортов индийской мягкой (сорт Pusa IV), 2) спельты из Польши (*Triticum Spelta* var. *Duhamelianum*). Эти две пшеницы биологически достаточно различны.

На рис. 1 изображена часть продольного разреза молодой завязи индийской пшеницы. Оплодотворения еще не было, но компоненты зароды-

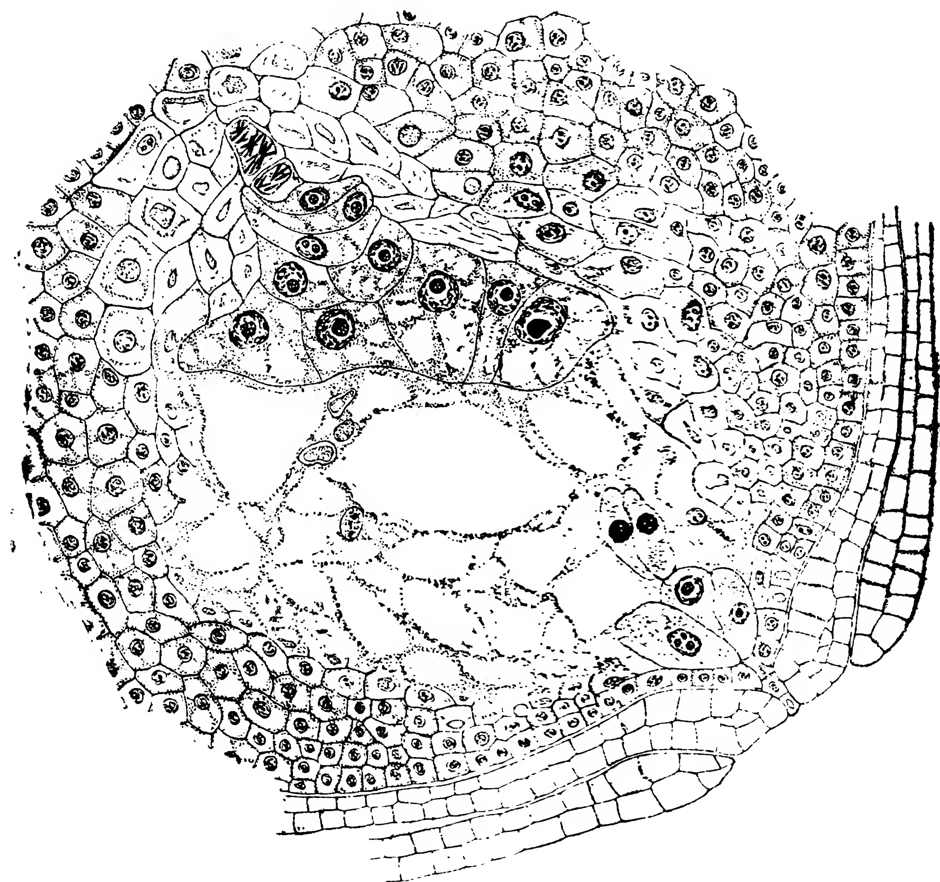


Рис. 1. Продольный разрез части семяпочки пшеницы сорта Pusa IV. Бросается в глаза большая группа антипод, сильно внедрившаяся в ткань нуцеллюса. Видны следы растворяющего действия антипод на клетки нуцеллюса. Хорошо различим яйцевой аппарат и соприкасающиеся с яйцеклеткой два ядра полярных клеток. Оболочки у зародышевого мешка нет: она растворилась при формировании мегагаметофита.

Fig. 1. Longitudinal section of a part of ovule of wheat Pusa IV. A great group of antipodes vigorously protruding into tissue of nucellus is conspicuous. The traces of dissolving action of antipodes on the nucellar cells are seen. Egg apparatus and the two nuclei of polar cell adjacent to the egg cell are well discernible. Embryosac has no tegument. The last was s dissolved at the formation of megagametophyte.

шевого мешка по всем признакам вполне готовы к этому акту. И антиподальный и яйцевой аппараты очень хорошо развиты, резко бросаясь в глаза характерностью своей морфологии на общем фоне тканей, слагающих ядро семяпочки. Яйцевой аппарат представлен нормально организованными двумя синергидами и одной яйцеклеткой. Своеобразие вакуолизации, обычно присущее этим

клеткам, не выражено, но различия между яйцеклеткой и синергидами вполне отчетливы. Ядро яйцеклетки выделяется своею крупностью и правильной сферической формой. Оно расположено в конце клетки, обращенном в полость зародышевого мешка, там где к яйцеклетке примыкают ядра полярных клеток. Именно, только к яйцеклетке примыкают ядра полярных клеток непосредственно. Несомненно, такое соотношение в расположении этих компонентов зародышевого мешка показывает, что между ними должно существовать тесное физиологическое взаимоотношение. Самые ядра полярных клеток индийской пшеницы отличаются своей исключительной величиной — по размерам они превосходят клетки окружающего зародышевый мешок нуцеллюса. Ядрышки их относительно тоже очень крупны и снабжены мелкими, но отчетливо выраженными вакуолями. В кариоплазме полярных ядер других вакуоль при алкогольной фиксации не обнаруживается; ядра сплошь состоят из мелкозернистой массы. В этом отношении кариоплазма ядер полярных клеток резко отличается от кариоплазмы ядер клеток не только антиподального и яйцевого аппаратов, но и ядер клеток нуцеллюса.

Антиподы у индийской пшеницы весьма крупны, с соответственно большими ядрами. Клетки сильно, притом характерно, вакуолизированы (лучистый тип вакуолизации). Обращает на себя внимание то, что антиподы расположены в зародышевом мешке отнюдь не беспорядочно, но собраны во вполне и определенно оформившуюся группу, внедряющуюся в ткань нуцеллюса. При этом антиподальные клетки, наиболее глубоко вдающиеся в нуцеллярную ткань, находятся в состоянии разрушения. Признаки весьма интенсивно идущего процесса разрушения видны также в клетках нуцеллюса, непосредственно примыкающих к антиподам. Наиболее ярко разрушение нуцеллярных клеток выражено около мысовидного выступа антипод, там где происходит разрушение и антиподальных клеток. Разрушение антиподальных и нуцеллярных клеток, проходя своеобразно для каждой категории клеток, в основе своей различно и для тех и для других. В антиподах, наряду с полным израсходованием протоплазмы, ядро перед своим разрушением, повидимому, несколько разбухает, а хроматин выкристаллизовывается палочковидными отдельностями, окрашивающимися соответствующими красками (например, сафранином) также интенсивно, как и ядро в неразрушенном состоянии. Клеточная оболочка разрушающихся антипод по толщине заметно не изменяется. В нуцеллярной ткани, естественно, прежде всего изменениям подвергаются клетки, тесно примыкающие к антиподам. Содержимое их разрушается целиком и, по всем признакам, без остатка. Оболочка сильнейшим образом разбухает. Поведение оболочек разрушающихся нуцеллярных клеток напоминает изменения растительных оболочек под влиянием растворов сильных кислот и щелочей. Перед растворением в кислоте или щелочи оболочки, как общее правило, разбухают. Повидимому, фермент, разрушающий целлюлозные оболочки, действует аналогично действию сильных кислот и щелочей. Следовательно, антиподам, соприкасающимся с нуцеллярными клетками, свойственно выделять как фермент, растворяющий клеточные оболочки, так и ферменты, разрушающие клеточное содержание нуцеллярной ткани. Перед окончательным растворением оболочки слипаются в одну сплошную массу, местами расчлененную щелями, которые есть не что иное, как сплющенные остатки клеточных полостей, содержащие доведенные до тончайших пластинок остатки клеточного содержимого. Такая стадия разрушения нуцеллярных клеток изображена на нашем рисунке с правой стороны антипод, в нижнем участке разрушающейся нуцеллярной ткани.

Несколько иначе происходит процесс разрушения нуцеллярных клеток вне непосредственного соприкосновения ткани нуцеллюса с антиподами. Оболочки клеток растворяются, повидимому, без разбухания. Быть может, в данном случае, растворение осуществляется под воздействием не антипод, а яйцевого аппарата и клеток полярных ядер.

Итак, путем постепенного растворения клеток нуцеллюса, обращенных к полости „зародышевого мешка“, полость эта неуклонно увеличивается, достигая к моменту оплодотворения значительных размеров. Особенно интенсивному и полному процессу разрушения подвергается нуцеллярная ткань, граничащая с плацентарно-халазальным районом семяпочки, из которого по мере развития семени злака трибы *Hordeeae* быстрыми темпами формируется столь типичная для зерновок этой трибы бороздка. В итоге вскоре антиподальная группа, разрастаясь у пшеницы до относительно гигантских размеров, непосредственно примыкает, как бы присасываясь, к сильно вытяну-

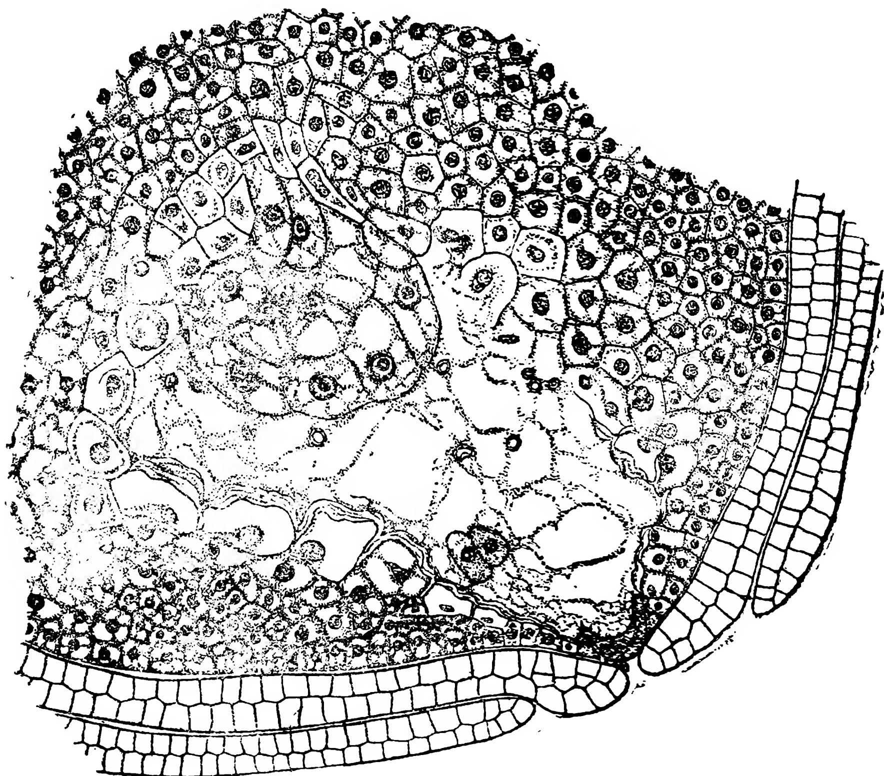


Рис. 2. Продольный разрез части семяпочки пшеницы спельты. Видно своеобразное тело, организованное антиподами, напоминающее проэмбрио; оно занимает большую часть зародышевого мешка. Оболочки зародышевого мешка нет. Зародышевый мешок есть не что иное, как полость, образовавшаяся в нуцеллюсе.

Fig. 2. Longitudinal section of a part of ovule of the wheat spelta. A peculiar body formed by antipodes resembling proembryo is seen. It occupies the larger part of the embryosac. Embryosac has no tegument. It is nothing else but a cavity which is formed in nucellus.

той в длину плаценто-халазе, занимая при этом значительную часть того, что обычно принято называть зародышевым мешком. Следовательно в случаях, подобных индийской пшенице, зародышевой мешок увеличивается в размерах не путем разрастания производного макроспоры со свойственной этому образованию оболочкой; увеличение полости такого зародышевого мешка осуществляется вследствие лизигенного процесса в ткани нуцеллюса под влиянием жизнедеятельности компонентов зародышевого мешка и в первую очередь — антипод.

Антиподы, внедряясь в толщу нуцеллюса, напоминают по своему взаиморасположению гаусториальные образования, присосавшиеся к нуцеллярной

ткани, продвигающиеся в результате растворяющей деятельности по направлению к халазальному району с его проводящей системой, идущей от плодоножки вдоль бороздки, образующейся на брюшной стороне растущего молодого плода — зерновки.

Так как антиподальные клетки быстро формируются и окончательно разрастаются в очень ранней стадии организации зародышевого мешка, то получаемые от разрушения нуцеллярных клеток вещества не идут на питание антипод, успевших уже значительно вырасти.[1] Эти вещества потребляются на питание элементов яйцевого аппарата, развивающегося вслед за антиподами, а также для питания эндосперма и зародыша в их начальных стадиях развития.

Антиподальная группа индийской пшеницы, столь своеобразно организованная и активно действующая на нуцеллюс, производит впечатление совершенно самостоятельно, оригинально живущего организма, проходящего свой, неповторимый другими элементами зародышевого мешка, цикл развития. Судя по нормальным типам зародышевых мешков с оболочкой, антиподы вполне логично можно считать лишь частью зародышевого мешка, находящейся в некотором биологическом соподчинении от яйцевого аппарата. У пшеницы же, вследствие растворения оболочки макроспоры, давшей начало зародышевому мешку, антиподы, повидимому, находятся в очень малой степени зависимости от своего антипода — яйцевого аппарата. Наоборот, яйцевой аппарат для нормального развития нуждается в притоке питательных веществ, источником которых является нуцеллярная ткань, разрушаемая жизнедеятельностью антипод.

Такое же взаимоотношение между антиподами и нуцеллюсом существует и у спельты (рис. 2), а также у каждого представителя трибы *Hordeeae*. Например, у ржи и ячменя (Александров и Савченко, 1941) зародышевый мешок в готовом состоянии не имеет оболочки, антиподы разрастаются до значительных размеров.

Вернемся к рассмотрению рис. 2. Форма антиподальной группы у исследованной нами спельты резко отличается от формы группы антипод индийской пшеницы. На продольном разрезе семяпочки она шаровидная, имеет вид относительно громадного шара, вдающегося в полость зародышевого мешка. Сформированная таким образом группа антипод несколько напоминает зародыш в самой ранней стадии развития (стадия бластомер). Если предположения Порша (Porsch, 1907) относительно аналогичности по происхождению и филогенетической морфологии яйцевого аппарата и антипод совместно с вторым полярным ядром соответствует существу этих частей зародышевого мешка, то возникновение из антипод проэмбриоподобного образования вполне естественно и не может поразить своей неожиданностью. В действительности, препятствия к образованию сферического тела из трех начальных клеток антипод, повидимому, быть не должно. Из антипод апомиктическим путем вообще возможно возникновение зародыша у целого ряда растений.

Растворение нуцеллярной ткани под воздействием антипод у спельты идет несколько иным путем, нежели у индийской пшеницы; в первую очередь растворяются клетки нуцеллюса, обращенные в полость зародышевого мешка. Однако растворение и здесь сопровождается сначала разбуханием тех сторон оболочки, которые граничат с полостью. Последнее указывает на аналогичность природы фермента, обусловливающего растворение; и в том и другом случаях он является продуктом жизнедеятельности антипод. Растворение оболочек нуцеллярных клеток, непосредственно соприкасающихся с антиподальным телом, пока не происходит.

---

[1] Разрушение клеток нуцеллюса сочетается с разрушением антиподальных клеток. Оба эти процесса обусловливают друг друга.

В общем картина, наблюдаемая на двух разобранных нами примерах пщениц по существу своему одинакова: готовый к оплодотворению зародышевый мешок не имеет оболочки.

На нашем рисунке антиподы сильно вакуолизированы. Это обстоятельство на первый взгляд противоречит заключению об эмбриональной природе слагаемых из таких клеток образований. Но антиподы, как и прочие элементы зародышевого мешка, имеют большую склонность к вакуолизации, не теряя однако своих эмбриональных или, лучше, меристематических свойств (способность делиться и сильно расти). Нет препятствий и к тому, чтобы образовавшиеся раздельно клетки организовали синцитий— возникновение анастомоз есть процесс вторичного порядка. Тем не менее, сформировавшееся подобие проэмбрио не в состоянии продолжать дальнейшее развитие, повидимому, прежде всего вследствие организации составляющих клеток, имеющих признаки вполне зрелых, с законченным циклом развития.

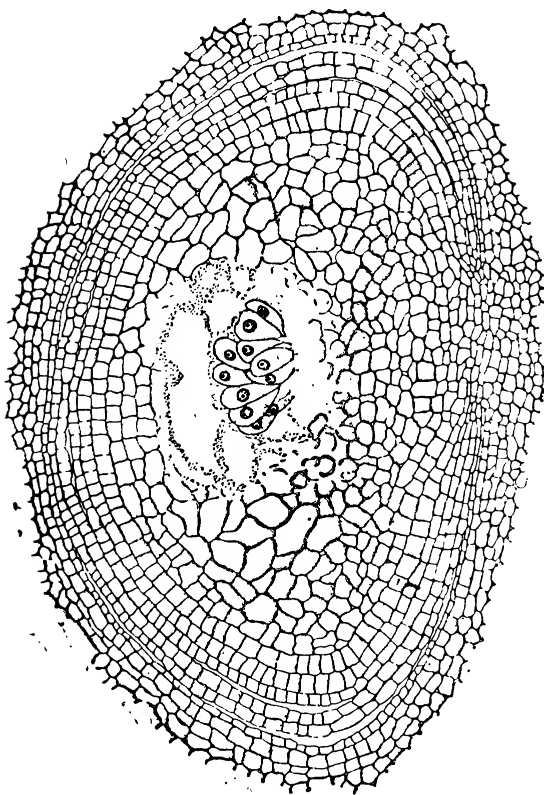


Рис. 3. Поперечный разрез семяпочки четырехрядного ячменя.

В полости зародышевого мешка видна группа антипод, обращенная в сторону халазального района; хорошо различимы следы растворяющего действия антипод на нуцеллюс, увеличивающего размеры полости, имеющей значение зародышевого мешка. Оболочки нет у этого образования.

Fig. 3. Transversal section of ovule of the tetrastichous barley.

In the cavity of embryosac a group of antipodes turned towards chalazal region is seen; the traces of dissolving action of antipodes on nucellus increasing the dimensions of cavity of embryosac are well discernible. This formation has no tegument.

Как же точно формулировать, что такое зародышевый мешок, формулировать в терминах и понятиях общей морфологии?

Прежде всего следует подчеркнуть, что оболочка зародышевого мешка *Hordeeae* растворяется, повидимому, деятельностью того же фермента, который обусловливает растворение оболочек нуцеллярных клеток.

На рис. 3 изображен поперечный разрез семяпочки ячменя сорта Пионер, изученный Александровыми и Савченко (1941, рисунок М. И. Савченко). В центре нуцеллюса расположена группа антипод, присосавшаяся к халазальной стороне семяпочки. Ясно различимы следы растворяющей деятельности антиподальной группы на клетки нуцеллюса и, в первую очередь, оболочки зародышевого мешка. На рисунке полость, занятая антиподами представляет собой не что иное, как то, что по своему назначению должно быть названо зародышевым мешком. В этой полости расположены все элементы, присущие типичному нормальному зародышевому мешку, есть антиподы, яйцевой аппарат, происходит оплодотворение и начало развития зародыша с эндоспермом.

Поэтому зародышевому мешку без оболочки можно дать следующее определение: зародышевый мешок есть полость, образовавшаяся в нуцеллюсе под воздействием растворяющей деятельности элементов, дифференцировавшихся из макроспоры на пути подготовки их к оплодотворению, заключающая в себе яйцевой и антиподальный аппараты, наряду с элементами, которые после оплодотворения должны дать начало эндоспермальной ткани, питающей зародыш.

Формирование зародышевого мешка без оболочки, описанное нами на представителях трибы *Hordeeae*, наверное широко распространено в растительном мире. Мы этого вопроса не исследовали, считая приведенные примеры принципиально достаточными, вполне отчетливо демонстрирующими сущность явления. [1]

Но зародышевые мешки без оболочки — не единственный тип зародышевого мешка; значительно чаще встречается и, во всяком случае, более привычен сложившимся представлениям, тип зародышевого мешка с оболочкой, являющейся последующей модификацией оболочки макроспоры.

Приведем некоторое количество примеров этого типа.

Работою Александрова, Александровой и Яковлева (1944) показан тип зародышевого мешка с оболочкой—у маиса. На рис. 4 приведен один из примеров зародышевого мешка этого растения. Оболочка выражена прекрасно. Сравнивая его с зародышевым мешком пшеницы, следует отметить резкое отличие морфологии антипод тех и других. Антиподы пшеницы, достигая очень больших размеров, находятся внутри зародышевого мешка, почти выполняя его полость. У маиса антиподы значительно мельче и расположены вне зародышевого мешка. У маиса антипод образуется заметно больше (около 50), нежели у пшеницы (до 40); антиподы образуют подобие колпачка на дистальном утонченном конце зародышевого мешка. Отличаясь по месту расположения, антиподы маиса отличны и по своим физиологическим свойствам от антипод пшениц. Антиподы пшениц, как показали исследования Александрова, Александровой и Яковлева (1944), весьма энергично действуют на нуцеллярную ткань, растворяя ее, и притом до оплодотворения. Растворяющее действие на нуцеллюс антипод маиса значительно слабее; оно проявляется преимущественно после оплодотворения.

Выделение антипод из зародышевого мешка у маиса не трудно себе представить; оно происходит при образовании вокруг каждой из них целлюлозной оболочки. При наличии узкого конца зародышевого мешка, возникающая оболочка отрезает соответствующий участок его с частью париетального слоя протоплазмы от общего массива. Это совершенно подобно образованию новой клетки из сильно выросшей паренхимной клетки с большой вакуолью и стенкоположной протоплазмой, описанному Страсбургером (1909). Таким путем отделяются все клетки антипод от зародышевого мешка. Процесс отделения антипод от тела зародышевого мешка с достаточной степенью ясности демонстрируется рисунком 5, взятым из работы

[1] Повидимому, весьма часто исследователи, не обращая внимания на состояние клеток нуцеллюса около зародышевого мешка и считая практически наличие особой оболочки само собой разумеющимся, изображают эту оболочку, не придавая присутствию или отсутствию ее особого значения, будучи заинтересованы в первую очередь содержимым зародышевого мешка. Однако наличие оболочки, по нашему мнению, имеет большое значение для правильного представления о сущности зародышевого мешка. Семяпочка злаков крассинуцеллятная. У растений с тонуинуцеллятной семяпочкой зародышевый мешок может или свободно залегать в соответствующей ткани или может быть ограничен особым эпителием (мантельшихт немецких авторов), образовавшимся из ткани интегумента или остатков нуцеллюса. Собственно оболочка зародышевого мешка тоже может отсутствовать или быть налицо в зависимости от взаимоотношения с антиподами.

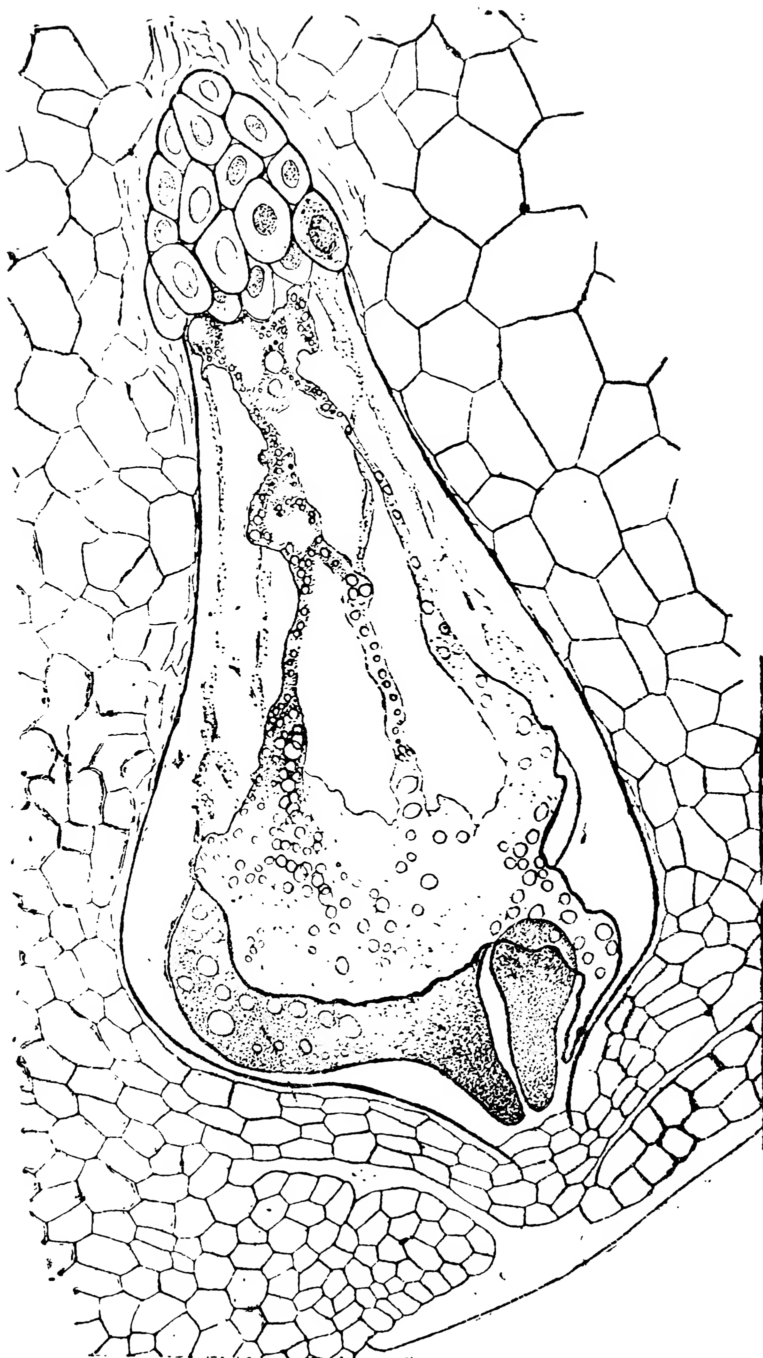


Рис. 4. Часть поперечного разреза семяпочки маиса, содержащая зародышевый мешок, обладающий оболочкой.
Антиподы выделились из зародышевого мешка и образовали колпачок, расположенный на дистальном конце зародышевого мешка. Последний имеет только яйцевой аппарат и полярные клетки; антиподы не входят в состав синцития этого типа зародышевого мешка (По Александровым и Яковлеву).

Fig. 4. A part of transversal section of ovule of maize, containing embryosac with tegument. Antipodes had been differentiated from the embryosac and formed a cap placed on the distal end of embryosac. The last has only the egg apparatus and polar cells; the antipodes do not enter in the structure of syncyte of the embryosac of this type (after V. G. Alexandrov, O. G. Alexandrova and M. S. Jakovlev).

Купера (Cooper, 1942) над развитием семени *Lobelia cardinalis*. Три антиподы, расположенные на дистальном конце зародышевого мешка, хранят явные следы того, что в более молодой стадии развития зародышевого мешка они входили в состав последнего, а затем отделились при образовании оболочек. Как и у кукурузы, оболочка зародышевого мешка полностью сохранилась. Еще столь же показательный пример, взятый тоже из Купера (рис. 6, 1942) — зародышевый мешок *Plantago lanceolata*. Антиподы не только отделились от основного массива зародышевого мешка, но при приготовлении среза разошлись: базальная клетка трех антипод далеко отстоит как от зародышевого мешка, так и от конечных двух антиподальных клеток.

Оба примера зародышевых мешков лобелии и подорожника изображены до оплодотворения. У *Plantago* даже полярные ядра еще не слились. Оболочка и в том и в другом сохранилась прекрасно.

Разобранные примеры, по нашему мнению, подтверждают предположение о существовании связи между взаиморасположением антипод и растворением оболочки зародышевого мешка. Как и у маиса, антиподы лобелии и подорожника еще до оплодотворения обособляются от зародышевого мешка. В связи с этим сохраняется оболочка последнего. Каковы внутренние, основные, причины такого своеобразного явления, сказать трудно.

Следует еще раз подчеркнуть, что современные представления о морфологической сущности зародышевого мешка весьма неопределенны. Например, зародышевый мешок лобелии (рис. 5) еще можно так назвать. В нем находится яйцеклетка, которая по оплодотворении дает начало зародышу. Но в противоположность нормальному восьмиядерному зародышевому мешку классической морфологии, у лобелии мы видим лишь яйцеклетку и вторичное ядро зародышевого мешка (оно же первичное ядро эндосперма), происшедшее путем слияния двух полярных ядер. Еще труднее уложить в рамки привычного понимания морфологической сущности зародышевого мешка зародышевый мешок *Plantago lanceolata* (рис. 6). В этом зародышевом мешке даже яйцеклетки нет — остались только два полярных ядра; яйцеклетка замкнулась в собственную целлюлозную оболочку, выйдя полностью из состава зародышевого мешка. Когда полярные ядра сольются, то образуется одноядерная большая клетка без элемента, из которого оплодотворение вызовет образование зародыша, и которую называть зародышевым мешком едва ли рационально.

Американские морфологи предложили и применяют для всего комплекса элементов, из которых по оплодотворении развивается зародыш, наименование мегагаметофит, в противоположность комплексу, дающему начало пыльце, микрогаметофиту.

Примеров разнообразия строения мегагаметофитов у различных растений много. Мы ограничились приведением только трех, из семейства злаков, лобелиевых и подорожниковых.

Из приведенных примеров видно, что не всегда зародышевый мешок соответствует обычным представлениям о нем, как об образовании, имеющем определенную, логически выводимую из истории развития, структуру, образовании, возникшем из макроспоры, обладающем вполне выраженной оболочкой. Под влиянием жизнедеятельности одного из основных компонентов зародышевого мешка, антипод, оболочка растворяется и элементы зародышевого мешка более или менее свободно распределяются в полости нуцеллюса, увеличенной до грандиозных, относительно, размеров вследствие растворяющего воздействия на нуцеллюс антипод. Такой зародышевый мешок ни морфологически, ни физиологически не может быть признан как нечто единое. Морфологическое обособление элементов, происшедших из одной и той же макроспоры, очевидно и по их облику и по характеру слагания

в группы, а также по особенностям вакуолизации. Физиологическое обособление выявляется в своеобразии ферментивной деятельности и роста.

В иных случаях, при сохранении оболочки, антиподы резко обособляются от прочих компонентов зародышевого мешка, выходя за пределы образования, отграниченного общей оболочкой. Такие выделенные антиподы даже в истории развития нового поколения имеют другое значение, нежели антиподы, расположенные в одном и том же синцитии.

Деятельность антипод, как источников цитолитического фермента в синцитии направлена для облегчения доступа питательных веществ к яйцеклетке и полярным элементам до оплодотворения, а в случаях обособления антипод из синцития — после оплодотворения — для питания развивающихся зародыша и эндосперма.

Как бы то ни было, в обоих описанных нами случаях, образования, содержащие элементы, способные к оплодотворению и могущие после этого развиваться в новый растительный индивидуум, мало удовлетворяют обычному твердо установившемуся в науке представлению о зародышевом мешке. Так что же следует понимать под зародышевым мешком? Зародышевый мешок есть образование, обязанное своим существованием дифференциации макроспоры, содержащее

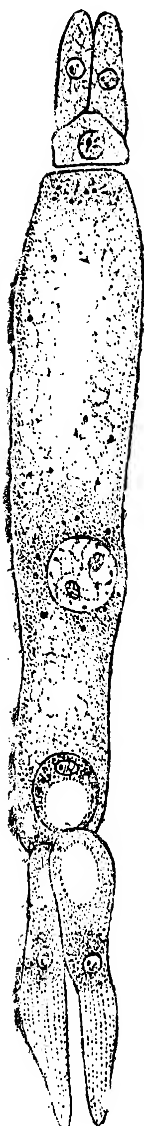


Рис. 5. Зародышевый мешок лобелии по Куперу. Антиподы и синергиды выделены из зародышевого мешка, обладающего отчетливо выраженной оболочкой. Этот зародышевый мешок содержит лишь яйцеклетку и первичное ядро эндосперма.

Fig. 5. Embryosac of *Lobelia* after Cooper. Antipodes and synergids are differentiated from embryosac having a distinct tegument. This embryosac contains only egg cell and a primary endospermic nucleus.

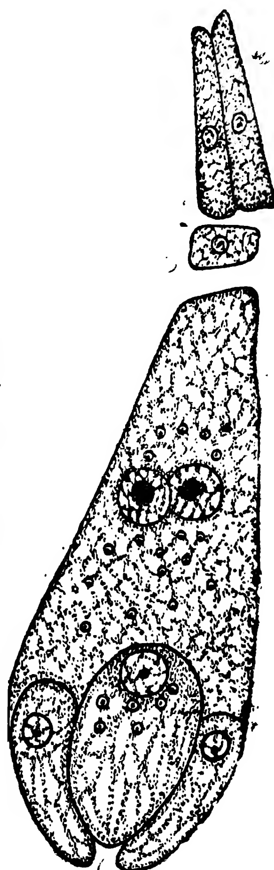


Рис. 6. Зародышевый мешок подорожника по Куперу. Антиподы отделились и при приготовлении среза далеко отошли от прочей массы зародышевого мешка. Яйцеклетка и синергиды тоже окружены специальными оболочками и выделились из зародышевого мешка. Зародышевый мешок содержит лишь полярные клетки с их ядрами; пример крайнего упрощения зародышевого мешка.

Fig. 6. Embryosac of *Plantago lanceolata* after Cooper. Antipodes have been detached at the time of preparation of the cutting and have been moved far away from the rest bulk of embryosac. Egg cell and synergids are also environed by special teguments and they have been differentiated from embryosac. Embryosac contains only polar cells with nuclei; this is an example of an extreme simplification of the embryosac.

в пределах замкнутой оболочки синцитий, один из членов которого, являясь яйцеклеткой, после оплодотворения способен развиваться в новый индивидуум того же вида, как и материнское растение, другой член, полярные клетки, после оплодотворения развиваются в эндосперм.

Решающая роль в формировании того или другого типа зародышевого мешка, как макрогаметофита, принадлежит антиподам.

Вообще антиподы представляют собой оригинальное явление как по своему образованию, так и по морфологии в физиологии. Но об них в одной из следующих статей.

Подведем итоги.

1. Приведены примеры зародышевого мешка у злаков из трибы *Hordeeae* без оболочки, и в связи с этим явлением ставится вопрос о том, что представляет собой зародышевый мешок и как следует формулировать определение зародышевого мешка.

2. В случаях отсутствия оболочки зародышевый мешок есть полость, образовавшаяся в нуцеллюсе под воздействием растворяющей деятельности элементов, дифференцировавшихся из макроспоры на пути подготовки их к оплодотворению, заключающая в себе яйцевой и антиподальный аппараты, наряду с элементами, которые после оплодотворения должны дать начало эндоспермальной ткани, питающей зародыш.

3. Организация образования, которое обычно представляют себе под наименованием зародышевый мешок, в существенных чертах своих зависит от антипод, группы аналогичной по процессу своего формирования яйцевому аппарату. Деятельностью антипод растворяются клетки нуцеллюса при образовании полости зародышевого мешка в ткани последнего. Если же в силу далеко идущего процесса дифференциации зародышевого мешка антиподы отделяются перегородками от прочей массы последнего, создается зародышевый мешок без антипод, но с сохраняющейся оболочкой. Такой зародышевый мешок можно определить, как образование, обязанное своим возникновением дифференциации макроспоры, содержащее в пределах замкнутой оболочки синцитий, один из членов которого является яйцеклеткой, другой член — полярные клетки, после оплодотворения развивающиеся в эндосперм.

4. Разнообразие морфологии того, что принято называть зародышевым мешком (или, лучше, мегагаметофит) осуществляется весьма различно и деление на типы зародышевых мешков должно быть основано на подробном сравнительном изучении истории развития, а не на построении схем.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., О. Г. Александрова и М. С. Яковлев. О характерных чертах морфологии плода злака типа маиса. Сов. бот., № 6, 63—76, 1944.— Александров В. Г. и М. И. Савченко. К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака. Ботанический журнал СССР, *26*, 115—128, 1941.— Александров В. Г. К вопросу о двойном оплодотворении. Усп. соврем. биол., 1945, *20*, вып. 1, 95—108.— Страсбургер, Нолль, Шенк, Шимпер. Учебник ботаники для высших учебных заведений. 3-е изд., М., 1909.— Cooper G. O. Microsporogenesis and development of seed in *Lobelia cardinalis*. The Botanical Gazette. 1942, *104*, 72—81.— Cooper G. O. Development of the ovule and the formation of the seed in *Plantago lanceolata*. Amer. Journ. of Botan., 1942, *29*, № 7, 577—581.— Hofmeister W. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.— Westermaier, M. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Academ. Caes. Leopold.-Carol., 1892, *57*, 1—39.—Porsch O. Versuch einer phylogenet. Erklärung des Embryosackes und d. doppelten Befruchtung. Jena, 1907. Цит. по Веттштейну.— Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig — Wien, 1935.

V. G. Alexandrov and O. G. Alexandrova

ON EMBRYOSAC AND ANTIPODES

Summary

1. The examples of embryosac without tegument of *Hordeeae* tribe are reported.

In connection with this phenomenon the question on the nature of embryosac and of its definition is propounded.

2. In the cases of absence of tegument embryosac is a cavity, which is formed in nucellus by dissolving activity of elements, differentiated from macrospore in the process of preparation for fertilization.

This cavity contains the egg apparatus and antipodal apparatus, together with elements, which after fertilization must give the initiation to endospermic tissue nourishing the embryo.

3. The formation of what is understood under the name of embryosac depends, in its essential features, upon antipodes, that is a group, analogous as for its formation to the egg apparatus.

At the time of formation of a cavity in the tissue of the nucellus the nucellar cells are dissolved by activity of antipodes.

If by virtue of the far going process of differentiation of embryosac the antipodes are separated by membrana from the rest bulk of the last, an embryosac without antipodes, yet with preserved tegument is created.

Such an embryosac may be defined as a formation whose origin is due to the differentiation of macrospore, containing in the limits of a confined tegument the syncyte, one member of which is the egg cell and the other — polar cells. After fertilization they are developed into endosperms.

The variety of morphology of what is generally termed embryosac (or better megagametophyte) is realized very differently.

The division of embryosac into types must be based on the detailed comparative investigation of the history of evolution but not on the construction of schemes.

Ю. П. Юдин

О НАХОЖДЕНИИ *GYPSOPHILA URALENSIS* LESS. НА ТИМАНЕ

(Получено 14 V 1946)

В 1940 г. во время производства геоботанического обследования бассейна р. Цыльмы (приток р. Печоры, Коми АССР) мне удалось посетить выходы и обнажения известняков по р. Мыле и собрать там некоторые интересные растения. Река Мыла, впадающая в р. Цыльму примерно в 120 км от ее устья (по прямой линии 72 км от Усть-Цыльмы до впадения р. Мылы в р. Цыльму), протекает в общем с юга на север и в своем нижнем течении (в 2 км выше дер. Мыла) прорезает крайнюю восточную гряду Тиманского поднятия, сложенную известняками каменноугольного возраста. Здесь р. Мыла на протяжении более 2 км течет в узкой долине, образованной живописными выходами скал самых причудливых форм, крупнообломочными и щебенчатыми осыпями и отвесными стенами белых и серых известняков. Географические координаты следующие: 65°25′ с. ш. и 50°45′ в. д. Здесь на скалах и задернованных мелкообломочных осыпях, местами заросших угнетенными и редкими соснами, елями, обнаружена масса растений (и фрагментов ассоциаций), резко дисгармонирующих с зональной таежной растительностью водораздельных пространств и относящихся к реликтовому флористическому комплексу. Не останавливаясь подробно на описании флоры и растительности известняков р. Мылы, укажу, что здесь собраны растущие в больших количествах: *Dryopteris Robertiana* C. Christ, *Carex alba* Scop., *Carex ornithopoda* Willd., *Tofieldia palustris* Huds, *Gypsophila uralensis* Lessing, *Saxifraga caespitosa* L., *Saxifraga nivalis* L., *Dryas octopetala* L. (s. str.), *Cotoneaster uniflora* Bge., *Thymus serpyllum* L. (s. l.), *Arctous alpina* (L.). Niedenzu, *Pinguicula alpina* L. и *Valeriana capitata* Pall.

Из всех этих видов наиболее любопытная находка — *Gypsophila uralensis* Lessing, энедемичный для Урала вид, распространенный по всему Уралу от 61°30′ с. ш. и южнее, вплоть до Губерлинских гор и южной оконечности Уральского хребта. К северу от сплошного ареала найден еще в нескольких изолированных местонахождениях: в горных тундрах верховьев р. Уньи — гора Ахтас-сюла-нел (64°45′), гора Сотчем-ёль-из (бассейн р. Ылыч, 63°с. ш.) и на Полярном Урале в верховьях р. Хаемы под 66°39′ с. ш. Оторвано от общего ареала и местонахождение на камне Ветлан на р. Вишере, расположенном в 120 км западнее Уральского хребта.

Наконец, в 900 км от Урала, на красноцветных пермских песчаниках по р. Пижме (около дер. Вижево) была найдена *Gypsophila*, довольно близкая к уральскому виду, но описанная И. А. Перфильевым как особый вид — *Gypsophila pinegensis* Perf. Более нигде *Gypsophila uralensis* не находилась. Наше местонахождение, расположенное на восточном склоне Тимана в 500 км от ближайшего пункта уральского ареала, находится почти посредине между пинежскими и уральскими местонахождениями. *Gypsophila uralensis* обильно встречается здесь мелкими группами и одиночными экземплярами преимущественно на мелкообломоч-

ных осыпях, уже сильно задернованных и неподвижных; на карнизах, в трещинах скал и на незакрепленных и крупнообломочных осыпях встречается гораздо реже и только единичными экземплярами. Отношение к экспозиции склона довольно безразличное: найдена она и на затененных северо-восточных и северо-западных склонах и юго-западных, более сухих и с меньшим участием арктоальпийских видов. В момент сбора — в июле — обильно цвела. Этот вид, наряду с прочими видами реликтового флористичского комплекса известняков, следует считать реликтом (как и всю флору известняков, а особенно ее аркто-альпийскую и горно-скальную группы) флоры перигляциальной зоны вюрмского оледенения, оказавшейся, затем, в связи с положительным изменением климата, в последующие фазы голоцена вытесненной из зональных водораздельных пространств и частично сохранившейся, в силу специфических условий существования, на обнажениях известняков. Реликтовые виды мы находим в пределах лесного северо-востока на очень многих выходах известняков (на реках Цыльме, Пинеге, Пижме, Б. Кедве, Сойве, Сыне, Сояне, Сотке, Кожве, Сэдью, Ухте и т. д.), но *Gypsophila uralensis* в этих условиях на р. Мыле найдена впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири, V, 1931, стр. 1088—1089. — Перфильев И. А. *Gypsophila pinegensis* Perf. sp. n. Ботанический журнал, 1941, № 1, стр. 28—33. — Перфильев И. А. Флора Северно о края, 1936, стр. 103—104. — — Говорухин В. С. Флора Урала, 1937, стр. 265—266. — Горохова Е. В. Известняки Северного края, 1935, стр. 89 — 90. — Флора СССР, т. VI.

База Академии Наук СССР
г. Сыктывкар (Коми АССР)

J. P. Judine

SUR GYPSOPHILA URALENSIS LESS. DANS LA RÉGION DE TYMAN

L'auteur communique les nouveaux lieux où se trouve *Gypsophila uralensis* Less. dans la région de Tyman

Б. А. Тихомиров

К ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗУ НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ АРКТИЧЕСКОЙ ЕВРАЗИИ

(Получено 15 III 1946)

В решении вопроса о путях формирования растительного покрова арктической Евразии исключительное значение имеет анализ ведущих формаций Арктики и флоро-генетическая интерпретация основных эдификаторов-строителей ценозов. Несомненно, для решения ряда специальных вопросов известное значение имеет и изучение редких видов, а также эндемов арктической флоры, роль которых в сложении растительного покрова весьма ограничена. Изучение этих последних видов, если оно выполнено с анализом их филогенетических связей, может дать немало полезных сведений о процессах видо- и расообразования в специфических условиях Арктики, о путях формирования отдельных систематических групп, о характере местного эндемизма, а также по другим крайне важным вопросам флористики и ботанической географии. Вместе с тем, наиболее обоснованное решение вопросов истории формирования и развития растительного покрова Арктики может быть выполнено на основе анализа ведущих растений, составляющих фон современных арктических группировок. Ибо, чем шире распространены виды, чем сложнее их фитоценотические связи, чем отчетливее выявленные и сформированные фитоценозы они образуют, чем, наконец, эти ценозы имеют большее пространственное выражение, тем полнее эти виды отражают прошлое растительного покрова.[1] В работах некоторых исследователей (И. К. Пачоский [19], Е. Н. Синская [21], А. И. Лесков [16] и др.) уже отмечалась тесная взаимосвязь развития вида и становления растительных группировок. В настоящий момент, вероятно, не вызывает сомнения то положение, что филогения видов-эдификаторов и филоценогенез растительного покрова — процесс сопряженный, связанный многовековой историей. С этой точки зрения идеальным исследованием было бы то, которое рассмотрело бы, на каком-либо конкретном примере, историю формирования отдельных растительных формаций в связи с генезисом видов-эдификаторов.

Следует указать, что еще С. И. Коржинский предполагал рассмотрение „каждой отдельной ассоциации растительного царства по роду ее происхождения и центра переселений" (С. И. Коржинский [8], стр. 7).

Принимая во внимание, что объем понятия ассоциации С. И. Коржинского приближается к современным представлениям о формации, надо полагать, что он мыслил себе именно рассмотрение филоценогенеза растительных формаций. К сожалению, этому труду не суждено было осуществиться. Из современников С. И. Коржинского идеи развития растительных формаций наиболее ясно осознавали А. Н. Краснов („Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня", 1888) и И. К. Пачоский („Стадии раз-

[1] Мы тем самым отнюдь не отрицаем значения отдельных древних элементов — реликтовых видов и молодых эндемов для понимания отдельных характерных черт в генезисе арктической флоры и растительного покрова Арктики.

вития флоры", 1891). Разрабатываемые указанными авторами концепции о сменах растительности во времени предвосхитили учение о сукцессиях и климаксах американских авторов. В работах А. Н. Краснова, С. И. Коржинского и И. К. Пачоского безусловно заложены основы филоценогенетического направления в отечественной геоботанике, которое с каждым годом все более отчетливо выявляется в нашей науке. В последнее время на вопросы филоценогенеза обращено внимание ряда исследователей (А. П. Шенников [28], В. Н. Сукачев [24], А. И. Лесков [16], Е. М. Лавренко [15], В. Б. Сочава [23]). [1]

Исходя из изложенных соображений, представляет интерес проанализировать некоторые, характерные для арктической Евразии группы формаций. Физико-географический процесс, протекавший в четвертичный период, так сложен, а порожденные им комплексы арктической растительности настолько разнообразны, что рассмотреть все формации Арктики с точки зрения филоценогенеза в настоящий момент представляется пока задачей не только трудной, но и неразрешимой. Поэтому мы в последующем изложении делаем попытку, как это нам позволяют имеющиеся в нашем распоряжении материалы, рассмотреть с указанной точки зрения лишь некоторые формации арктической Евразии.

В своих прежних работах нами с возможной полнотой рассмотрены своеобразные формации кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.), развитие которых нами трактуется как результат редукции лесов берингийский лесной свиты (Б. А. Тихомиров [27]), а так же сделана попытка объяснения генезиса лугового типа растительности в Арктике (Б. А. Тихомиров [26]). Ниже высказываются некоторые соображения о развитии кустарниковых, кустарничковых и отчасти лишайниково-моховых формаций, имеющих достаточно широкое распространение на территории арктической Евразии.

Развитие кустарниковых формаций [2]

Повсеместное развитие в Арктике, особенно в южных и умеренных ее частях, получают формации березовых ерников (Micro-betuleta) и ивняков (Saliceta).

Betula nana L. и *B. exilis* Suk. — кустарники, достигающие 1 м высоты. Широко распространенные в субальпийской и лесной областях умеренных широт запада (*B. nana* L.) и востока (*B. exilis* Suk.) Евразии, эти кустарники также продвигаются далеко на север, образуя многочисленные ассоциации кустарниковых березок или ерников, эдификаторами которых являются соответственно *B. nana* L. или *B. exilis* Suk. Характерную особенность формаций кустарниковых березок составляет приуроченность их в Арктике к местообитаниям с достаточно глубоким снежным покровом. *Betula nana* и *B. exilis* входят в состав кустарниковой синузии на полярных и вертикальных пределах лесов, которая в случае редукции древесного яруса приобретает самостоятельность развития, образуя целый ряд ассоциаций. Точно также широко распространены обе эти березки на болотах лесной зоны. М. Николаева [18] для южной части Б. и М. Ямала отмечает сходство сфагновых и черно-лишайниковых ерников с некоторыми ассоциациями болотного типа растительности и приводит ассоциацию (Sphagnetum vagino-eriophoroso-betulosum), переходную между болотным и тундровым типом. Этим автором также описываются болотные ассоциации с *Betula nana* L. (Sphagnetum nano-betulosum и Polytrichetum nano-betuloso-sphagnosum). М. Николаева [18] признает, вслед за Б. Н. Городковым [2] общее прошлое болот

[1] Особенное внимание уделено этому вопросу в последней работе В. Н. Сукачева „О принципах генетической классификации в биоценологии" („Журнал общей биологии", *V*, № 4, 1944).

[2] Из настоящего рассмотрения исключены формации крупно-кустарникового типа растительности.

и кустарниковых формаций. Приводимые автором многочисленные описания ерников свидетельствуют о тесном генетическом родстве их с болотными ассоциациями лесной зоны. Вероятно, одним из исходных образований, послужившим для формирования в Арктике сфагновых ерников, с одной стороны, и сфагновых болот, с другой, были болота лесной зоны с покровом из *Betula nana* L. и *B. exilis* Suk. С этой точки зрения может быть и не совсем неправы были А. Н. Краснов [9], связывавший образование тундр севера с сахалинскими болотами, а также Ф. Шмидт (F. Schmidt [34] и Окада (Y. Okada, [33]), причислявшие к тундрам некоторые торфянистые болота севера о. Сахалина.

Сфагновые болота лесной зоны с покровом из *Betula nana* L. (и *B. exilis* Suk.) при продвижении к северу утрачивают некоторые особенности; происходит обеднение бореально-болотными видами (*Andromeda polifolia* L., *Lyonia calyculata* (L.) Desv. и др.), эдификаторная роль березок возрастает. Дальнейшее ухудшение условий в более высоких широтах Арктики приводит к регресии синузии березок. Иногда участки ерников можно наблюдать в качестве включений в лесные формации. Например, Ф. В. Самбук [20] приводит описание кустарниковых участков в северных еловых лесах на р. Лае в виде мозаичной ассоциации Piceetum nano-betulosum mixtum. В хорошо выраженном кустарниковом ярусе преобладающую роль играет *Betula nana*, с участием *Salix lapponum* L. [1] Напочвенный покров состоит из типичных лесных мхов и лишайников: *Pleurozium Schreberi* Mitt., *Polytrichum commune* L., *P. strictum* Banks, *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb., *Sphagnum acutifolium* Russ. et Warnst, *Cladonia sylvatica* Hoffm., *Cl. alpestris* Rab., *Nephroma arcticum* Th. Fr. и др. В другом месте этот автор указывает на „участки тундры в окружении леса“. Из приводимого описания ассоциации Nano-betuletum-hylocomiosum (Ф. В. Самбук [20], стр. 160) видно, что эти безлесные участки полностью копируют кустарничковые и и лишайниково-моховые синузии лесов, приближаясь в то же время по составу к тундровым кустарниковым формациям. Не подлежит сомнению, что они, формируясь в лесных ассоциациях, как правильно указывает Б. Н. Городков ([2], стр. 34) служат „зачатками различных географических рядов тундровых формаций“. Это достаточно основательно доказывается тем географическим рядом, который приводит Самбук ([20], стр. 93) для сосновых лишайниковых лесов: Pinetum cladinosum boreale ⟶ Pinetum cladinosum polare ⟶ Betuletum (tortuosae) cladinosum ⟶ Betuletum (nanae) cladinosnm ⟶ Cladinetum.

Современный географический ряд, указывающий на характер переходов одних ассоциаций в другие, вместе с тем служит определенным филоценогенетическим показателем образования тундровых лишайниковых формаций — Cladineta. [2]

Флорогенетический анализ ерниковых формаций свидетельствует о богатстве и преобладающем значении в составе основных ценозообразователей их — бореальных и гипоарктических видов. Это обстоятельство служит показателем тесной генетической связи ерников с лесами. Повидимому, наиболее правильно рассматривать широкое развитие ерниковых формаций, особенно в южных частях Арктики, как следствие регрессии древесного полога в послеледниковое время. Конечно, происхождение ерников — явление исключительно сложное, прежде всего связанное с развитием ареала самых эдификаторов, с эволюцией их в кустарниковый тип, со становлением

---

[1] В геоботаническом описании хотя и не приводится, но в тексте работы указывается присутствие в этой ассоциации *Salix phylicifolia* L. и *S. glauca* L.

[2] Интересно отметить также схему перехода от тайги к тундрам через ерниковые группировки, предложенную Н. В. Дылисом [6]. Конечное звено этого перехода — лишайниковые тундровые пустоши автором трактуется как аналоги лишайниковых тундр.

синузий *B. nana* и *B. exilis* в различных типах лесов. Однако, не подлежит сомнению, что ерниковые формации арктической Евразии, пройдя длительный и сложный путь развития в виде кустарниковых синузий под пологом леса, после редукции последнего развились в самостоятельные группировки.[1] При этом можно отметить определенные направления их формирования. В частности, лишайниковые ерниковые формации возникли в результате редукции древесного яруса из лишайниковых лесов и редколесий (Lariceta, Pineta, Betuleta, а также Piceeta). Моховые (зеленомошные) ерники, видимо, являются производной зеленомошных лесов севера и, наконец, как было отмечено, сфагновые ерники в своем генезисе тесным образом связаны с болотами и с болотистыми лесами. Сейчас невозможно разобрать все стадии становления ерниковых ассоциаций, и намеченная схема рисует лишь общий ход процесса. Отмеченные три группы ерников при ухудшении климатических условий, повидимому, дают начало моховым, лишайниковым формациям и сфагновым болотам. Сравнение флористического состава основных образователей моховых и лишайниковых тундр полностью подтверждает высказанное предположение. Таким образом, ерники являются одним из генетических истоков в образовании лишайниковых и моховых формаций, а также сфагновых болот Арктики. В процессе образования этих последних формаций мы можем отметить ослабление эдификаторной роли березки, а также некоторое обеднение бореальными элементами травянистых и отчасти кустарничковых синузий. Процессы редукции синузии из *Betula* иногда способствовали некоторому развитию синузий бореальных и гипоарктических кустарничков (*Empetrum nigrum* L. s. l., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis idaea* L.), но, вероятно, происходило и самостоятельное вычленение лишайниковых и моховых формаций из лесных без этой промежуточной стадии. Некоторое подобие процесса вычленения лишайниковых и моховых синузий, вероятно, также имело место не только в условиях равнинных тундровых пространств, но и на верхней границе древесной растительности в горах Евразии, особенно в гольцовых областях Сибири.

Следовательно, становление ерниковых формаций могло осуществляться как на вертикальных пределах лесов в субальпийском поясе гор, так и на полярных их форпостах на севере Евразии. В том и другом случае формирование ерников тесным образом связано с регрессией древесного яруса и выявлением синузий *Betula nana* и *B. exilis* в самостоятельные асоциации. Вместе с тем, вероятно, одним из источников формирования ерников были болота лесной зоны. Здесь развитие ерников происходило в значительной степени также за счет регрессии древесного яруса под влиянием заболачивания. В. Б. Сочава [23] формации березовых ерников, наряду с ценозами даурской лиственницы, относит к ангарской фратрии. По мнению этого автора, класс формаций березовых ерников возник в ангарском центре и впоследствии захватил обширные пространства в лесотундре и южной части тундровой зоны. Не проводя специальных изысканий по вопросу о месте возникновения ерниковых формаций, мы, однако, должны отметить, что мнение В. Б. Сочава об ангарском происхождении их не лишено оснований.

Несколько иная картина представляется в отношении происхождения ивняковых формаций (Saliceta). Прежде всего обращает на себя внимание развитие формаций из *Salix* в Арктике, в особо благоприятных экологических условиях (глубокий снежный покров, пониженный уровень вечной мерзлоты, достаточно хороший дренаж и прогревание почвы в летнее время, условия поемности и т. п.). Эта специфическая приуроченность ивняков

[1] Напрашивается некоторая фитоценотическая аналогия с другими формациями лесной зоны, развитие которых обусловлено регрессией древесного яруса, например, верещатники Западной Европы и ерниковые кустарниковые формации умеренных областей Дальнего Востока (Приамурье).

к „теплым" местообитаниям Арктики является вместе с тем известным намеком на ход исторического их формирования. Это свидетельство дифференциации ивняков в южных районах и показатель широкого распространения их в Арктике в более теплый период, вероятно, в период послеледникового термического максимума.[1] Как справедливо отмечает Н. А. Миняев [17], следует отличать становление вида и его ареала от процесса образования им формаций, являющихся в известной мере вторичными и свидетельствующими о распространении вида в ценозах в последние отрезки квартера. Несомненно, процесс превращения ив из деревьев в кустарники имеет значительную давность, может быть уходящую в терциер. Вместе с тем, процесс адаптации ивняковых формаций к специфическим условиям Арктики еще далеко не закончился, хотя и наметились формации из видов, более приспособленных к этой суровой обстановке (*Salix pulchra* Cham., *S. reptans* Rupr., *S. reticulata* L. и др.), что связано, вероятно, с их первоначальным развитием в ледниковый период в горных областях. Многие формации ивняков приурочены в настоящее время в Арктике к поемным условиям, и в продвижении к северу мы можем констатировать элементы регрессии древесного яруса, постепенной замены древовидных ив (*Salix dasyclados* Wimm, *S. sachalinensis* F. Schmidt и др.) кустарниковыми (*Salix phylicifolia* L., *S. parallelinervis* Floder. (восток), *S. stipulifera* Floder., *S. glandulifera* Floder., *S. Krylovii* E. Wolf, *S. hastata* L., S. *glauca* L. и др.). При этом и эти последние, в большинстве случаев гипоарктические виды, при продвижении к северу постепенно уменьшаются в размерах (до 0.5 м), приобретают приземистый вид и, наконец, встречаются только в той благоприятной обстановке, о которой мы уже упоминали.

Таким образом данные ивняки со всем сопутствующим им комплексом (различные травянистые ценозы в „окнах" и травянистые синузии) являются в Арктике южным включением, по своему генезису связанным с поемными образованиями умеренных широт. Это — своеобразные полярные окончания долинных ивняков, распространенных в лесной зоне.

Вместе с тем представляют значительный интерес также формации ивняков, распространенные во внедолинных условиях Арктики. Эти формации составлены следующими видами: *Salix pulchra* Cham., *S. reptans* Rupr., *S. glauca* L., *S. lanata* L., *S. reticulata* L. и др. По своему ареалу — это аркто-альпийские растения. Следует также отметить, что некоторые из упомянутых видов широко распространены на болотах севера лесной зоны.

Приуроченность формаций ивняков к особо благоприятным условиям в Арктике, как мы уже отмечали, свидетельствует о длительном пути их развития в обстановке глубокого снежного покрова с гидрофитно-мезофитным режимом в летний период. Однако отсутствие резко фитоценотически обособленнного комплекса травянистых синузий, свойственного только ивнякам, свидетельствует о том, что эти формации сравнительно не древнего происхождения. Вероятнее всего предположить становление их в ледниковое время по берегам горных ручьев. Вместе с тем возможно и их произрастание по краю ледников, на берегах ручьев и водоемов, в равнинной части Евразии, куда они могли снизится с гор, представляя своеобразных „сниженных альпийцев". Вероятно продвижение этой группы ивняков в Арктику также связано с лесной фазой в послеледниковое время, о чем свидетель-

[1] Данное замечание, однако, не относится к целому ряду высокоарктических ив (*Salix polaris* Whlb., *S. arctica* Pall., *S. cuneata* Turcz., *S. herbacea* Turcz. и др.), которые не образуют сомкнутых ценозов, являясь лишь компонентом моховых формаций. По своему ареалу это в большинстве случаев аркто-альпийские виды, и проникновение их в Арктику, вероятно, связано с аркто-альпийскими миграциями ледникового периода, а для некоторых, возможно, и дифференциация от альпийских форм, произраставших некогда в пределах современной Арктики (A. Engler [30]).

ствует современный состав флоры травянистых синузий, обогащенный бореальным и гипоарктическим элементами.

Развитие кустарничковых формаций

Кустарничковый тип растительности представлен в Арктике целым рядом формаций, которые имеют широкое распространение, занимая в некоторых частях арктической Евразии преобладающее положение. Основной структурной особенностью кустарничковых формаций следует признать наличие двух синузий: кустарничковой, чистой или с включением травянистых видов, и напочвенных — лишайниковых и моховых. Формации кустарничкового типа растительности ценотически близки к лишайниковым и моховым формациям, с одной стороны, и к кустарниковым — с другой. По мере того как кустарнички утрачивают свое эдификаторное значение и основную роль строителей ценозов начинают играть лишайники или мхи, кустарничковые формации переходят в моховые и лишайниковые.

Таким образом, в историческом аспекте кустарничковые формации — это один из крайних звеньев в цепи редукции многоярусных лесных ценозов. По составу слагаемых эдификаторов мы можем наметить две группы кустарничковых формаций, филоценогенетическое значение которых различно. Прежде всего чрезвычайно характерны для арктической Евразии формации, составленные бореальными и гипоарктическими кустарничками: *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis idaea* L., *Empetrum nigrum* L. (s. l.), *Ledum palustre* L. (s. l.), *Arctostaphylos uva ursi* Spr.[1] Специфической чертой ассоциаций этих формаций является наличие достаточно мощного мохового и лишайникового покрова, причем, как правило, представленного также типичными видами северных лесов, например: *Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr., *A. turgidum* (Wahlenb). Schwgr., *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb., *Pleurozium Schreberi* Mitt., *Polytrichum commune* L., *P. strictum* Banks., *Dicranum congestum* Brid., *Cladonia sylvatica* Hoffm., *Cl. rangiferina* Web., *Cl. gracilis* Willdb., *Peltigera aphthosa* Hoffm., *Cetraria islandica* Ach. (s. l.) и др. Синузии травянистых растений также обогащены бореальными и гипоарктическими видами. Преобладание видов бореального и гипоарктического характера, как в составе эдификаторов, так и других компонентов этой группы формаций, не случайно, а обусловлено историческим ходом развития кустарничковых формаций.[2] Как уже отмечалось в литературе (А. Н. Краснов [9], П. Н. Крылов [14] А. Н. Криштофович [12, 13], Б. А. Келлер [7]и др), целый

---

[1] По исследованиям Хагерупа (O. Hagerup [32]) обычная лесная форма голубики (*Vaccinium uliginosum* f. *genuina* Herd.) является тетраплоидом арктической формы (*V. u.* f. *microphylla* Lange). Исходя из этих данных, мы должны признать *V. u. microphylla* формой древней, возникшей значительно раньше *V. u. genuina* и породившей последнюю. Таким образом, *V. u. microphylla*, как форма древняя, должна была пережить оледенение в Арктике и встречаться как доледниковый реликт на островах Ледовитого океана, являющихся остатками древней арктической Суши (Земля Франца Иосифа, северный остров Новой Земли, Северная Земля, Новосибирские острова и др.). Однако, в указанных районах она не встречается. Следовательно, *V. uliginosum* в Арктике явление более молодое, проникшее туда в одну из теплых межледниковых эпох или в период послеледникового термического максимума. В связи с пессимальными условиями высоких широт Арктики, воздействующими в течение продолжительного времени на крайне полиморфную *Vaccinium uliginosum* L. (Е. Синская и М. Щенкова [22]), естественно появились особые формы, которые не имеют, однако, видового значения.

Что же касается *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup (O. Hagerup [31]), то в связи с недостаточной ясностью видовой самостоятельности этого вида и его географии, мы придерживаемся старого понимания *Empetrum nigrum* L.

[2] Отмечается некоторая закономерность в распределении бореальных и гипарктических элементов в формациях кустарничкового типа растительности, а именно в направлении от западных тундр, где процент бореальных и гипоарктических видов максимальный, он резко понижается в восточно-сибирских тундрах и снова несколько

ряд вечнозеленых кустарничков своими филогенетическими корнями уходят в область третичных вечнозеленых лесов. Однако потребовались миллионы лет, чтобы вечнозеленые третичные деревья превратились в ползучие приземистые кустарнички, приспособленные к условиям полярного существования. В настоящее время в значительной степени утрачены отдельные звенья этого удивительного эволюционного метаморфоза. При этом интересно отметить, что растения различных систематических групп, в результате длительного приспособления к нарастающим пессимальным условиям, по крайней мере со второй половины терциера пришли к определенному биологическому типу (биоморфе) — кустарничку. Дальнейшая их эволюция происходила по пути фитоценотической дифференциации. В частности, перечисленные выше кустарнички являются типичными представителями синузий лесных ассоциаций. На сходство и тесную связь тундр с нижними ярусами лесных формаций не без оснований указывал целый ряд авторов. Вспомним, например, что еще А. Н. Краснов [10] отмечал для некоторых тундровых формаций „намеки на южные, пышно развитые формации бора, торфяных болот и леса" (стр. 903—904). Сходство кустарничковых и мохово-лишайниковых синузий лесных ассоциаций и кустарничковых формаций особенно выступает в субальпийском поясе и в редколесьях Севера, где утрачивается ценотическая роль древесного яруса, в связи с его разреженностью. Например, описывая лишайниковые редколесья, Б. Н. Городков [2] считает, что напочвенный покров их, в связи с малым ценотическим влиянием древесного полога, представляет „среднее между лишайниковым покровом сосновых боров и лишайниковой тундры" (стр. 36). При этом многие кустарничковые формации, в особенности в умеренных частях Арктики, настолько константно сохраняют состав и структуру кустарничковых, моховых и лишайниковых синузий лесов, что они могут быть вполне характеризованы как „лес без деревьев" или как „эквивалент леса" на севере (А. Н. Краснов [10]). На материалах формации кедрового стланика нами (Б. А. Тихомиров [27]) показан процесс вычленения кустарничковых синузий из-под полога достаточно фитоценотически мощного эдификатора *Pinus pumila* и рассмотрен ход образования кустарничковых и лишайниковых ценозов. Этот процесс в более широких масштабах, вероятно, происходил на значительных территориях арктической Евразии и субальпийского пояса гор умеренных широт, в связи с колебаниями лесной границы, в течение квартера.

Таким образом, целый ряд формаций кустарничкового типа растительности, например, Vaccinieta, Ledeta, Empetreta, Arctostaphyleta и др. в своем развитии, вероятно, прошли через лесной цикл и обогатили свой состав под пологом лесного яруса бореальными элементами. Вместе с тем эта лесная фаза формирования, продолжавшаяся во всяком случае в течение квартера, связала кустарнички интимнейшими фитоценотическими нитями с древесным пологом леса и вызвала широкое развитие в лесах Евразии структурной единицы лесных ассоциаций кустарничковой синузии. Следовательно, образование как кустарничковых, так и лишайниковых и моховых синузий в лесных ассоциациях исторически можно рассматривать как процесс усложнения структуры леса в ходе становления тайги. И, наоборот, вычленение кустарничковых, лишайниковых и моховых синузий из-под полога леса, в связи с утратой ценообразующего значения древесного яруса, можно трактовать как процесс дегрессии леса и формирования ассоциаций другого типа растительности. Какими бы факторами не было вызвано выпа-

---

возрастает в берингийском секторе Арктики. Это закономерное распределение бореальных и гипоарктических элементов отражает тот ход событий в истории формирования растительного покрова отдельных частей арктической Евразии, который был в общих чертах нами выяснен (Б. А. Тихомиров [25]).

дение древесных синузий, процесс образования кустарничкового типа растительности („отундровение“ территории по М. Николаевой [18]) будет развиваться в силу фитоценотической самостоятельности синузий (Н. А. Миняев [17]).

Процесс становления формаций кустарничкового типа растительности путем распада лесных ассоциаций крайне сложный, идущий по различным направлениям. Прежде всего следует отметить, что различные лесные формации явились в ходе развития первоисточником различных формаций кустарничкового типа. Повидимому, общий ход формирования был такой, как это намечено нами для ерников. Последние, вероятно, также играли известную роль в качестве определенной стадии в редукции древесного яруса. Вместе с тем несомненно происходили процессы вычленения и без участия кустарников. Дальнейшая дегрессия растительного покрова, связанная с утерей эдификаторной роли кустарничков, приводит к образованию моховых и лишайниковых покровов, также являющихся на протяжении лесного цикла развития структурным элементом напочвенных синузий лесных ассоциаций. Таким образом, кустарничковые формации бореального склада, несущие в себе черты (как флористические, так и структурные) кустарничковых синузий леса, можно рассматривать в Арктике как остатки лесного прошлого с одной стороны, и как полярное продолжение лесного типа растительности, с другой.

Несколько иным рисуется нам путь развития другой группы кустарничковых формаций, а именно формаций аркто-альпийских кустарничков: *Dryas punctata* Juz., *D. octopetala* L. (s. l.), *Cassiope tetragona* D. Don., *C. ericoides* D. Don., *Rhododendron fragrans* Don., *Rh. parvifolium* Adams, *Rh. kamtschaticum* Pall., *Arctous alpina* Niedenzu, *Diapensia lapponica* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Phyllodoce coerulea* (L.) Gren. et Godr. и др.

Ассоциации, входящие в состав этих формаций, всегда имеют лишайниково-моховой покров, также представленный аркто-альпийскими видами: *Bryopogon divergens* Elenk. et Sav., *Alectoria ochroleuca* Ehrh., *A. nigricans* Nyl., *Cetraria chrysantha* Tuck., *C. nivalis* Ach., *C. cucullata* Ach., *Thamnolia vermicularis* Ach., *Dufourea arctica* Hook., *Sphaerophorus globosus* Huds., *Stereocaulon alpinum* Laur., *Rhacomitrium hypnoides* Lindb., *Distichium montanum* Hag., *Polytrichum alpinum* L., *Drepanocladus uncinatus* Warnst. и др. Довольно разнообразны травянистые синузии, представленные также аркто-альпийскими и отчасти арктическими видами (*Papaver radicatum* Rottb., *Silene acaulis* L., *Eritrichium villosum* Bge, виды *Saxifraga*, *Draba* и др.). Рассмотрение ареалов основных эдификаторов ассоциаций этой группы кустарничковых формаций свидетельствует о том, что все они в своем распространении связаны с высокогорными областями Палеарктики. Многие из них выходцы из гор Восточной Азии. Их широкое распространение в пределах горных систем Евразии, разобщенных в настоящее время громадными пространствами лесов, степей и других типов растительности, в которых они отсутствуют, свидетельствует о древности этой группы кустарничковых формаций. Современные формации аркто-альпийских кустарничков представляют собою обедненный дериват горно-тундровых формаций третичного времени, которые, возникнув на южных горных сооружениях, пришли в Арктику достаточно сформированными комплексами в ледниковый период. Связывая современную растительность горных областей и, в частности, гольцовых территорий Восточной Сибири с растительностью Арктики, формации этой группы знаменуют собою аркто-альпийский (горно-тундровый) путь развития растительного покрова арктической Евразии. Не безинтересно отметить, что среди эдификаторов этой группы формаций совершенно отсутствуют чисто арктические виды, что может свидетельствовать о вторичности поселения этих формаций на территории арктической Евразии.

Дальнейшая эволюция этих формаций приводит в Арктике к потере эдификаторной роли кустарничков за счет фитоценотического выявления

лишайниковых и моховых синузий и к образованию лишайниковых, моховых и лишайнико-моховых формаций, свойственных высокоарктическим широтам и высокогорьям. Найдя соответствующие условия и достаточные пространства для своего выявления, формации аркто-альпийских кустарничков распространились до полярного предела суши, но лишь на этих крайних своих форпостах приобрели черты исключительного угнетения, [1] характерные для растительного покрова районов, где физические факторы внешней среды уже превосходят элементы биологической ассоциациированности (зона полярных пустынь по Б. Н. Городкову [5]). Вместе с тем и на этих полярных своих оконечностях формации аркто-альпийских кустарничков не претерпели коренной перестройки, в смысле развития определенного биологического типа растения, не приобрели и новых строителей формаций из числа автохтонных арктических представителей. Все это заставляет нас считать зону полярных пустынь (в смысле Б. Н. Городкова) не областью выявления особого полярно-пустынного типа растительности, а областью, где находят свои полярные пределы типы растительности, представленные в более южных районах. [2] Необходимо также отметить, что если бореальная группа кустарничковых формаций в настоящее время в своем распространении в Арктике приурочена, главным образом, к равнинным областям, то аркто-альпийская группа кустарничковых формаций наиболее выражена в горных и горноравнинных районах, где имеются специфические каменистые местообитания, вероятно близкие к тем древним, которые явились субстратом для их формирования.

В настоящее время, даже предприняв специальное изучение, достаточно затруднительно наметить те древние исходные комплексы и районы формирования этих горно-тундровых группировок из вечно-зеленых аркто-альпийцев, так как современные обедненные дериваты древней высокогорной растительности приобрели в процессе исторического развития многочисленные наслоения, изменили свой облик и структуру слагаемых ценозов.

Несомненно, что „Байкало-Саяно-Хангае-Алтайские горные сооружения" (И. М. Крашенинников [11]) были одной из центральных стаций, откуда аркто-альпийские элементы растительного покрова проникали в арктическую область Евразии и по которым могли осуществляться обратные инвазии.

Дальнейшая дифференциация кустарничковых формаций аркто-альпийского характера связана с гольцовыми областями северных гор и среди них в особенности с северо-якутскими горными поднятиями, или, иначе, с полярными окончаниями Ангарского материка, избежавшими плейстоценового оледенения. [3] Вероятно, прав Б. Н. Городков [3], когда он, характеризуя тундровый тип растительности, пишет: „Вне современной тундровой зоны мы встречаем его (тундровый тип растительности, *Б. Т.*) лишь на гольцах северных гор, на которых он сформировался в течение ледникового периода и сохранился до наших дней в связи со сходной экологической обстановкой горных тундр с равнинными" (стр. 12). С этим утверждением Б. Н. Городкова можно согласиться, правда, только в отношении аркто-альпийских кустарничковых формаций.

---

[1] Что структурно-морфологически выражается в приземистости эдификаторов, разорванности лишайниково-моховой дерновины, приуроченности сомкнутых участков ценоза к защищенным снегом участкам, или, иначе, в агрегатности растительного покрова.

[2] Следует отметить, что нам более близки взгляды Б. Н. Городкова в отношении тундрового почвообразования. Тщательными исследованиями почв тундровой зоны им (B. N. Gorodkov [29] Б. Н. Городков [1, 4]) совершенно отрицается особый тундровый тип почвообразования, который трактуется как затухание к полюсу подзолообразовательного и глеевого процессов, свойственных лесной зоне.

[3] См. работу автора „О значении избежавших плейстоценового оледенения частей Евразиатской Арктики для формирования ее флоры и растительности". Природа, № 10, 1946.

Развитие лишайниковых и моховых формаций

Растительный покров арктической Евразии исторически складывался в процессе длительной дегрессии древних третичных формаций. С этой точки зрения крайним звеном этой цепи будут лишайниковые и моховые формации. Развитие их шло, в основном, двумя путями. С одной стороны, развитие этих формаций происходило как результат обеднения лесных типов и вычленения моховых и лишайниковых синузий или непосредственно, или через кустарниковые (ерниковые) и бореально-кустарниковые формации. На громадных территориях равнинных частей арктической Евразии этот процесс, связанный с послеледниковой деградацией древесных формаций, оставил значительные пространства, занятые моховыми и лишайниковыми формациями бореального склада. Вместе с тем, высокогорные области, давшие начало разнообразным, отмеченным выше, формациям аркто-альпийских кустарничков, послужили базой для развития лишайниковых и моховых формаций аркто-альпийского склада. Повидимому, многие из этих формаций явились результатом регрессии кустарничковой синузии, но некоторые развились самостоятельно и являются дериватами древних третичных лишайниковых и моховых комплексов. Вероятно также многие, особенно эпилитные лишайниковые формы являются тем, пока еще с фитоценологической точки зрения неизученным ядром, которое дало начало автохтонным для Арктики формациям накипных лишайников. Возможно, что, сформировавшись на древних горных поднятиях третичной Арктики, они пережили на месте физико-географические катастрофы квартера.

Некоторые замечания о развитии растительности кочкарных тундр и болот

Широкое распространение, особенно в восточной части арктической Евразии, имеют так называемые кочкарные тундры, составленные кочкообразующими *Eriophorum vaginatum* L. и *Carex lugens* Holm.[1] с участием сфагновых (*Sphagnum balticum* Russ., *Sph. lenense* Lindb. и др.) и зеленых мхов. Основные эдификаторы этих гидромезофитных травянистых формаций — *Eriophorum vaginatum* L. и *Carex lugens* Holm. — типичные гипоарктические виды с широким распространением на травяных болотах лесной зоны. Сфагновый покров этих формаций, а также другие травянистые и кустарничковые виды, входящие в состав ассоциаций этой группы, свидетельствуют о генетической близости их к болотам северного предела лесов и лесной зоны. Именно эти формации в теплые периоды квартера, вероятно, получили широкое развитие в арктической Евразии. Группы формаций Eriophoreta и Cariceta представляют, таким образом, в современной Арктике как бы северные оконечности своего распространения, знаменуя собою лесной цикл развития.

Не имея возможности более или менее детально разбирать развитие растительности болот, мы отметим, однако, что формирование ее самым тесным образом связано с дифференциацией бореальных и гипоарктических болотных видов в особой специфической обстановке Арктики. Следовательно, мы рассматриваем растительность болот арктической Евразии как полярное продолжение бореальных болотных комплексов лесной зоны.

Таким образом, рассмотренные нами данные позволяют говорить о том, что наиболее широко распространенные в арктической Евразии формации

[1] До настоящего времени в литературе по растительности севера СССР упоминалась *Carex Soczavaeana* Gorodk. В 1940 г., благодаря исследованиям В. И. Кречетовича, установлена полная идентичность этого вида с северо-американской осокой *Carex lugens* Holm, описанной ранее. Это исправление нашло свое отражение в гербарии БИНа, однако не было опубликовано до смерти В. И. Кречетовича.

Схема циклов развития основных растительных формаций арктической Евразии

Scheme of cycles of development of the principal plant formations of the Arctic Eurasia

Цикл развития Development cycle	Тип растительности [1] Vegetation type	Основные формации (примеры), Fundamental formations (Examples)
Лесной, Forest	Лесной, Forest	Piceeta obovatae Lariceta sibiricae Pineta silvestris Chosenieta macrolepis Populeta suaveolentis Betuleta Cajanderi Saliceta sachalinensis Saliceta Krylovii
Лесной, Forest	Крупно-кустарниковый, Big shrub	Pineta pumilae Alneta fruticosae Betuleta Middendorffii Saliceta phylicifoliae
Лесной, Forest	Кустарниковый, Shrub	Betuleta nanae Betuleta exilis Saliceta hastatae Saliceta glaucae
Лесной, Forest	Кустарничковый Dwarf shrubs	Ledeta palustris Vaccinieta Myrtilli Vaccinieta vitis idaeae Vaccinieta uliginosi Arctostaphyleta uva ursi Empetreta nigri
Лесной, Forest	Травяной, Grassy	Calamagrostideta Langsdorffii
Лесной, Forest	Моховой, Mossy	Polytricheta communis Aulacomnieta palustrae Hylocomieta proliferi Pleurozieta Schreberi Dicranieta elongati
Лесной, Forest	Сфагновый, Sphagnum	Sphagneta lenensis Sphagneta Warnstorffii
Лесной, Forest	Лишайниковый, Lichenous	Cladonieta alpestris Cladonieta rangiferinae Cetrarieta islandicae

[1] Тип растительности в согласии со многими советскими ботаниками мы понимаем как определенную совокупность высших таксономических единиц (классов формаций, групп формаций и формаций), эдификаторы господствующего яруса которых принадлежат к одной биоморфе (жизненной форме). Биоморфа возникла в результате длительного процесса приспособлений растений и их комплексов к изменениям внешних условий в сфере взаимной борьбы за существование и взаимопомощи между видами. Поэтому типы растительности нельзя не рассматривать как определенные показатели генетических связей растительного покрова.

Схема циклов развития основных растительных формаций арктической Евразии

Scheme of cycles of development of the principal plant formations of the Arctic Eurasia

Цикл развития Development cycle	Тип растительности [1] Vegetation type	Основные формации (примеры) Fundamental formations (Examples)
Горно-тундровый, Mountaintundra	Лесной, Forest Крупно-кустарниковый, Big shrub Кустарниковый, Shrub	— — Saliceta pulchrae Saliceta lanatae
Горно-тундровый, Mountain tundra	Кустарничковый, Shrub	Cassiopeta tetragonae Rhododendreta fragrantis Arctodeta alpinae Loiseleurieta procumbentis Dryadeta punctatae
Горно-тундровый, Mountain tundra	Травяной, Grassy	Alopecureta alpinis Deschampsieta alpinae Deschampsieta arcticae
Горно-тундровый, Mountain tundra	Моховой, Mossy	Rhacomitrieta hypnoidis
Горно-тундровый, Mountain tundra	Сфагновый, Sphagnum	—
Горно-тундровый, Mountain tundra	Лишайниковый, Lichenous	Alectorieta ochroleucae Bryopogonieta divergentis Cladonieta alpestris Cetrarieta nivalis
Арктический, Arctic	Травяной, Grassy	Arctophileta fulvae Dupontieta Fischeri Pleuropogoneta Sabini

развились в результате двух основных путей. С одной стороны, это наиболее древние представители высокогорных областей, проникшие в Арктику по горным сооружениям умеренных широт, а с другой — выходцы тайги — бореальные элементы современного растительного покрова арктической Евразии; причем, наряду с межледниковыми бореальными инверсиями, имели место и более молодые послеледниковые вторжения лесов и соответствующего им комплекса в пределы Арктики, особенно отразившиеся на растительности западных ее участков (Б. А. Тихомиров [25]. [2] Что же касается горно-тундровых комплексов, которые пришли в Арктику по горным системам, главным образом Восточной Сибири, и сформировались достаточно полно

[1] См. сноску на стр. 37.

[2] Послеледниковым сукцессиям растительности Арктики посвящена специальная работа автора „О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре“, Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1, изд. АН СССР, 1941.

на территории Ангарского материка, то их пространственное выявление в арктической Евразии следует отнести к ледниковому времени. Сейчас весьма затруднительно решение вопроса о конкретных генетических истоках этих растительных формаций. Многими отдаленными корнями эти формации связаны с вечнозелеными типами растительности третичного времени. Вероятно, исключены возможности формирования большинства этих типов растительности автохтонно в пределах Арктики. Здесь происходило лишь обеднение растительности, сложившейся в южных обласгях и приспособление биологических типов к пессимальным условиям. Растительные комплексы, достаточно сформировавшиеся и фитоценотически сложившиеся, шли с юга, занимая пространства полярных оконечностей суши. Лишь ограниченное число формаций (Arctophileta fulvae, Dupontieta Fischeri, Pleuropogoneta Sabini и некоторые другие) может рассматриваться как автохтонно сформировавшиеся произведения арктической природы. Ограничиваясь высказанными выше замечаниями, в заключение мы приводим схему циклов развития основных растительных формаций арктической Евразии. Мы отчетливо сознаем неполноту прилагаемой схемы. Однако, и в представленном виде она намечает один из возможных вариантов тех путей развития, которые прошла растительность северных оконечностей нашего материка.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Городков Б. Н. Почвы Гыданской тундры. Труды Пол. ком. АН СССР, вып. 7, Л., 1932. — [2] Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Изд. АН СССР., Л., 1935. — [3] Городков Б. Н. Материалы для познания горных тундр полярного Урала. Тр. ледников. экспед., вып. IV, Урал, 1935. — [4] Городков Б. Н. Об особенностях почвенного покрова Арктики. Изв. Гос. Геогр. общ. № 10, Л., 1939. — [5] Городков Б. Н. Полярные пустыни о. Врангеля. Ботанический журнал СССР, *28*, № 4, 1943. — [6] Дылис Н. В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени. Ботанический журнал СССР, *24*, № 4, 1939. — [7] Келлер Б. А. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. Сб. „Растительность СССР", *1*, Изд. АН СССР, Л., 1938. — [8] Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических соотношениях. Томск, 1892. — [9] Краснов А. Н. Из поездки на дальний восток Азии. Заметки о растительности Явы, Японии и Сахалина. Землеведение, кн. II и III, 1894. — [10] Краснов А. Н. Общий курс землеведения. 1909. — [11]. Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., № 6—7, 1939. — [12] Криштофович А. Н. Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Главн. Ботан. сада, вып. 29, Л., 1930. — [13] Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. Гос. Научно-техн. геол.-развед. изд. М.—Л., 1933. — [14] Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. Сб. „Научные очерки Томского края", Томск, 1898. — [15] Лавренко Е. М. Развитие основных идей советской геоботаники (фитоценологии) за 25 лет (1917—1942). Почвоведение, № 3, 1943. — [16] Леско А. И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций. Ботанический журнал СССР, *28*, № 2, 1943. — [17] Миняев Н. А. Синузиальная структура растительных ассоциаций. Труды Кольской базы им. С. М. Кирова АН СССР, бот. сер., вып. 1 (авторская корректура), 1939. — [18] Николаева М. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала. Ботанический журнал СССР, *26*, № 1, 1941. — [19] Пачоский К. И. Основные черты развития флоры юго-западной России. Зап. Новоросс. общ. естествоиспытателей, прилож. к т. XXXIV, Херсон, 1910. — [20] Самбук Ф. В. Печорские леса. Тр. Бот. музея АН СССР, вып. XXIV, Л., 1932. — [21] Синская Е. Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. Ботанический журнал СССР, *18*, № 5 и 6, 1933. — [22] Синская Е. Н. и Щенкова М. К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium*. Тр. по прикладной бот. и сел., *XVIII*, № 4, Л., 1928. — [23] Сочава В. Б. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот. № 1, 1944. — [24] Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии. Сов. бот. № 1—3, 1942. — [25] Тихомиров Б. А. Основные черты четвертичной истории растительного покрова Советской Арктики. Ботанический журнал СССР, 29, № 2—3, 1944. — [26] Тихомиров Б. А. К происхождению лугового типа растительности в арктической Евразии. Сб. научн. работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны [1941—1943]. Ботан. инст. АН СССР, Лениздат,

1946. — [27] Тихомиров Б. А. К происхождению ассоциаций кедрозого стланика (*Pinus pumila* Rgl.). Материалы по истории флоры и растит., вып. II, изд. АН СССР. Л.—М., 1946. — [28] Шенников А. П. Принципы ботанической классификации лугов, Сов. бот., № 5, Л., 1935. — [29] Gorodkov B. N. Soils of the tundra plain of the USSR. Почвоведение, № 4, 1930. — [30] Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig, Theil I, 1879; Theil II, 1882. — [31] Hagerup O. *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hager., a new tetraploid bisexnal species. Dansk bot. Ark., *V*, vol. 2, 1927. — [32] Hagerup O. Studies on poliploid ecotypes on *Vaccinium uliginosum* L. Hereditas, 18, 1933. — [33] Okada Y. On the so-called Tundra-Formation or North-Saghalien. The Botanical Magazine, *XXXVIII*, Tokyo, 1924. — [34] Schmidt, F. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St.-Pétersb., *VII*, sér. XII, № 2, 1868.

Ботанический институт
им. акад. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

B. A. Tikhomirov

ON THE PHYLOCOENOGENESIS OF SOME VEGETATION FORMATIONS OF THE ARCTIC EURASIA

Summary

For the solution of the question on the modes of the formation of the vegetation cover of the Arctic Eurasia, the analysis of the leading formations of the Arctic and the floro-genetic interpretation of the principal edificators of phytocoenoses are of extreme importance. The physico-geographical process of the Quaternary period is so complicate, and the complexes of the Arctic vegetation produced by it are so various, that the investigation of all Arctic formations from the point of view of phytocoenogenesis at present is not only a hard task but an insoluble one.

Bearing in mind that the author, in his previous works has thoroughly studied the evolution of the Dwarf Pine formations in connection with the reduction of old forests of Beringian forest complex together with an attempt of explanation of the genesis of vegetation of meadow type of the Arctic, this paper contains some considerations on the phylocoenogenesis of shrubs, dwarf shrubs and partly lichenous and mossy formations distributed widely enough on the territory of the Arctic Eurasia.

The author connects the wide spreading of Micro-Betuleta-(dwarf birch) formations especially in the southern parts of the Arctic with the regression of woody stratum during the Post-Glacial period.

Evidently the lichenous formations of Micro-Betuleta appeared as a result of the reduction of woody stratum of the lichenous forests and "riedkolesye" (loosely scattered trees) mossy Micro-Betuleta are as it seems, a derivative of northern green-mossy forests, and finally, the sphagnaceous Micro-Betuletae in their genesis are closely connected with swamps and swamp forests. With climatic conditions growing worse and weakening of the edificating rôle of dwarf birches (*Betula nana* L., *B. exilis* Suk.) the three above mentioned groups of Micro-Betuleta give rise to the lichenous and mossy formations and Sphagnum swamps. The shrub formations of *Salicaceae* in relation to the mode of their development may be divided into two groups.

On one hand the valley formations composed of species: *Salix phylicifolia* L., *S. parallelinervis* Flod., *S. stipulifera* Flod., *S. glandulifera* Flod., *S. Krylovii* E. Wolf, *S. hastata* L., *S. glauca* L. and others may be considered as the polar terminations of valley *Salicaceae* developed in the flood-plain conditions of temperate latitudes.

Another group of *Salicaceae* formations is connected in its spreading with extra valley habitations of the Arctic and is represented mainly by

arctic-alpine species (*Salix pulchra* Cham., *S. reptans* Rupr., *Salix glauca* L., *S. lanata* L., *S. reticulata* L., and others).

The genesis of these formations may be more likely connected with their development during Glacial period on the banks of mountain brooks and rivers or along the edge of the glacial sheet in the plain parts of Eurasia.

The enrichement of the *Salicaceae* of this type by grassy species of boreal character must be considered as the stratification of the forest phase of the Post-Glacial period.

The development of dwarf shrub formations very variously represented in the Arctic Eurasia, was accomplishing at all events in two ways.

On one hand the formations composed of boreal and hypoarctic dwarf shrubs (*Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis idaea* L., *Empetrum nigrum* L. (s. l.), *Ledum palustre* L. (s. l), *Arctostaphylos uva ursi* Spr. and others) differentiated through the forest cycle of development, representing one of the extreme links in the reduction of multistratal forest coenoses. Those may be considered in the Arctic as the relict of forest past and as the polar condition of the contemporary forest type of vegetation.

The author treats somewhat differently the mode of development of another group of dwarf shrubs formations composed of the Arctic-Alpine species (*Dryas punctata* Juz., *D. octopetala* L. (s. l.), *Cassiope tetragona* D. Don., *Rhododendron parvifolium* Adams., *Rh. kamtschaticum* Pall., *Arctous alpina* Niedenzu, *Diapensia lapponica* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Phyllodoce coerulea* (L). Gren. et Godr. and others).

Formations of this type connecting the contemporary vegetation of mountainous regions and particularly of the territory of mountains tundra of east Siberia with the Arctic vegetation, indicates the arcto-alpine way of development of the vegetation cover of the Arctic Eurasia.

Undoubtedly the „Baikal — Sayan — Hangai — Altai mountain systems" (H. M. Krascheninnikov, 1939) were one of the central statio from where the arcto-alpine elements of vegetation cover penetrated into the Arctic region of Eurasia and by which the inverse invasions could be accomplished.

Lichenous and mossy formations of arctic as it seems in their development were also passing either forest or mountain tundra cycles of development being the extreme links in the process of adaptation to the pessimal conditions of polar nature.

As for the vegetation of swamps and hillocks tundras of the Arctic Eurasia the author connects their genesis with boreal complexes of the forest zone and treats them as their polar continuation.

In conclusion the author gives a scheme of the cycles of development of the principal vegetation formations of the Arctic Eurasia that illustrates his statements by concrete examples.

УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ ТОМА 31 (1946) „БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР“

IV. ХРОНИКА

V. УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕИ ТОМА 31 (1946) „БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР“

TABLE DES MATIÈRES DU TOME 31 (1946) DU „JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS“

Подписано к печати 25/I 1947 г. М-00970. Печ. л. $2^3/_4$+1 вкл. Уч.-изд. л. $4^1/_4$.
Тираж 2500 экз. Заказ 4100.

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при Совете Министров СССР. Ленинград, Измайловский пр., 29.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР, ТОМ 31 (1946) № 6

СОДЕРЖАНИЕ

JOURNAL BOTANIQUE DE L' URSS, TOME 31 (1946) № 6

SOMMAIRE